

Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde

Serie A (Biologie)

Herausgeber:

Staatliches Museum für Naturkunde, Rosenstein 1, D-70191 Stuttgart

Stuttgarter Beitr. Naturk.	Ser. A	Nr. 534	47 S.	Stuttgart, 30. 11. 1995
----------------------------	--------	---------	-------	-------------------------

Bioakustik, Taxonomie und molekulare Systematik amerikanischer Sperlingskäuze (Strigidae: *Glaucidium* spp.)

Bioacoustics, Taxonomy and Molecular Systematics in
American Pygmy Owls (Strigidae: *Glaucidium* spp.)

Von Petra Heidrich, Heidelberg, Claus König, Stuttgart
und Michael Wink, Heidelberg

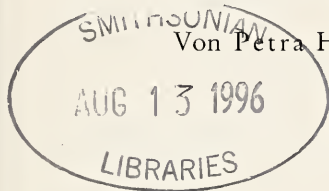
Mit 35 Abbildungen und 4 Tabellen

Summary

Owls are mainly active at dusk and night. Therefore plumage-patterns and colourations are less important than vocalizations in this group of nocturnal birds. This could explain the sometimes enormous individual variability of plumage-patterns, as well as the different colour-morphs. On the other hand the whole vocabulary of every species is totally inherited and taxonomically specific. Therefore vocalizations seem to be the most important interspecific isolating mechanisms and are consequently highly diagnostic in taxonomy.

Bioacoustical, ecological and genetic studies provide good evidence, that at least 14 species of Pygmy Owls (*Glaucidium* spp.) are present in America. Some taxa have been splitted taxonomically, because of significant vocal differences. Genetic studies (partial sequences of the cytochrome b-gene) support the bioacoustical assumptions, being additionally corroborated by morphological and ecological facts.

According to our DNA studies, nucleotide substitutions account for about 1% in the same species. Above 1,5–2% nucleotide substitutions the taxa should be treated as valid species. According to these criteria and/or the vocal data the following species of *Glaucidium* inhabit America: – 1.) *Glaucidium californicum* (Rocky Mountains from Canada to Arizona, perhaps to northernmost Mexico); – 2.) *Glaucidium gnoma* (Mexico to Panama, perhaps to NW-South America. The form *hoskinsii* from Lower California probably is a separate species); – 3.) *Glaucidium jardinii* (Andes of northern South America from Venezuela to Ecuador); – 4.) *Glaucidium bolivianum* (Montane and Cloud Forests on the eastern slopes of the Andes from Peru to northern Argentina); – 5.) *Glaucidium hardyi* (Lowland rain forests of tropical South America, e. g. in the Amazon-region); – 6.) *Glaucidium griseiceps* (southern Mexico and Central America); – 7.) *Glaucidium palmarum* (western Mexico from Sonora to Oaxaca); – 8.) *Glaucidium sanchezi* (northeastern Mexico in Tamaulipas and San Luis Potosí); – 9.) *Glaucidium parkeri* (eastern Andes of Ecuador, Peru, and N-Bolivia); – 10.) *Glaucidium minutissimum* (eastern Brazil, south to Santa Catarina State, and possibly the adjacent regions of Para-



guay and Argentina); – 11.) *Glaucidium brasilianum* (Texas to central Argentina); possibly the taxon from Texas to Central America represents a separate species: *G. ridgwayi*. The small form of northern Argentina (Salta, Tucumán) probably belongs to a separate species: *G. tucumanum*. – 12.) *Glaucidium peruanum* (W-Ecuador, W-Peru and probably NW-Chile); – 13.) *Glaucidium nanum* (Chile south of the Atacama Desert and Argentina from Rio Negro to Tierra del Fuego); – 14.) *Glaucidium siju* (Cuba and Pines).

Using „Maximum Parsimony“ and „Neighbour Joining“ the phylogeny of most of the taxa mentioned above were reconstructed from DNA-sequences of the cytochrome b-gene. According to these studies „species-groups“ with allo-, respectively paraspecies exist around *Glaucidium brasilianum* (*brasilianum*, *nanum*, *peruanum*), *Glaucidium californicum* (*californicum*, *gnoma*), and *Glaucidium bolivianum* (*bolivianum*, *hardyi*, *jardini*).

In northern Argentina (Salta) a very small taxon which is ecologically differentiated from *Glaucidium brasilianum* exists. This taxon, *Glaucidium tucumanum*, obviously has reached species status because genetic difference to *G. brasilianum* account for 8.7%!

Furthermore, the DNA studies clearly showed that the North American *Glaucidium californicum* has no closer relationship with the Eurasian *Glaucidium passerinum*, which joins a common phylogenetic cluster with the African *Glaucidium perlatum* and the palaearctic *Athene noctua*.

Zusammenfassung

Eulen sind überwiegend dämmerungs- und nachtaktiv. Deshalb spielen bei ihnen Gefiederzeichnungen und Färbungen für das gegenseitige Erkennen eine geringere Rolle als stimmliche Äußerungen. Dies würde die größere individuelle Variabilität des Gefieders und die zusätzlich verschiedenen Farbmorphen erklären. Demgegenüber ist das gesamte Lautinventar vollständig angeboren und artspezifisch. Daher spielen Lautäußerungen bei Eulen als wohl bedeutendste, interspezifische Isolationsmechanismen eine äußerst wichtige taxonomische Rolle.

Bioakustische, ökologische und molekularbiologische Untersuchungen belegen, daß in Nord- und Südamerika mindestens 14 Sperlingskauzarten (*Glaucidium* spp.) vorkommen. Dabei erwies es sich als sinnvoll, einige Taxa spezifisch aufzuspalten, weil es vor allem deutliche Unterschiede bei den stimmlichen Äußerungen gab. Molekularbiologische Studien (partielle Sequenzierung des Cytochrom b-Gens) bestätigten die bioakustischen Befunde, welche zusätzlich durch morphologische und ökologische Fakten untermauert wurden.

Nach der DNA-Sequenzierung bewegen sich Basenunterschiede bei Subspezies bis zu maximal etwa 1% innerhalb der gleichen Art. Ab 1,5–2% Basenaustauschen ist mit selbständigen Arten zu rechnen. Aufgrund der genetischen und akustischen Untersuchungen gibt es in Amerika folgende Arten der Gattung *Glaucidium*: – 1. *Glaucidium californicum* (Rocky Mountains von Kanada bis Arizona, eventuell bis ins nördlichste Mexiko); – 2. *Glaucidium gnoma* (Mexiko bis Panama, eventuell bis ins nordwestliche Südamerika. Die Form *hoskinsii* aus Niederkalifornien hat vermutlich Artstatus: *Glaucidium hoskinsii*); – 3. *Glaucidium jardini* (Anden des nördlichen Südamerika, südwärts bis etwa zum Marañón-Durchbruch); – 4. *Glaucidium bolivianum* (Berg- und Nebelwälder am Osthang der Anden von Peru bis Nordargentinien); – 5. *Glaucidium hardyi* (Tiefland-Regenwälder im tropischen Südamerika, zum Beispiel im Amazonasgebiet); – 6. *Glaucidium griseiceps* (Südliches Mexiko und Mittelamerika); – 7. *Glaucidium palmarum* (West-Mexiko von Sonora bis Oaxaca); – 8. *Glaucidium sanchezi* (Tamaulipas und San Luis Potosí in Ost-Mexiko); – 9. *Glaucidium parkeri* (Ostanden von Ecuador bis N-Bolivien); – 10. *Glaucidium minutissimum* (Ostbrasilien, südwärts bis Santa Catarina, möglicherweise bis in Grenzgebiete zu Argentinien und Paraguay); – 11. *Glaucidium brasilianum* (Texas bis Zentralargentinien); möglicherweise gehören die bisher als Subspezies betrachteten, von Texas bis Mittelamerika verbreiteten Käuze zu einer selbständigen Art: *Glaucidium ridgwayi*. Auch die kleine Form aus Nordargentinien (Salta, Tucumán) hat vermutlich Artcharakter: *G. tucumanum*. – 12. *Glaucidium peruanum* (W-Ecuador, W-Peru und wahrscheinlich NW-Chile.); – 13. *Glaucidium nanum* (Chile südlich der Atacama und Argentinien von Río Negro bis Feuerland); – 14. *Glaucidium siju* (Cuba und Pines).

Auf Grund der DNA-Sequenzierung wurde versucht, die Phylogenie dieser Taxa zu rekonstruieren. Dazu wurden die Sequenzdaten einer Analyse nach dem Maximum Parsimony- und dem Distanzverfahren „Neighbour-Joining“ unterworfen. Danach existieren „Artenkreise“

um *Glaucidium brasilianum* (*brasilianum*, *nanum*, *peruanum*), *Glaucidium californicum* (*californicum*, *gnoma*) und *Glaucidium bolivianum* (*bolivianum*, *hardyi*, *jardinii*).

Wie schon erwähnt, gibt es anscheinend zusätzlich eine ökologisch differenzierte Form aus dem Komplex um *G. brasilianum* in Nordargentinien, der vermutlich sogar Artstatus zusteht: *Glaucidium tucumanum* (Basenunterschiede zu *brasilianum* = 8,7%!).

Die molekularbiologischen Untersuchungen ergaben ferner eindeutig, daß der nordamerikanische *Glaucidium californicum* keine nähere Verwandtschaft zum eurasischen *Glaucidium passerinum* hat, der mit der afrikanischen Art *G. perlatum* und mit dem Steinkauz (*Athene noctua*) eine gemeinsame genetische Gruppe zu bilden scheint.

Resumen

– Bioacústica, taxonomía y sistemática molecular en Mochuelos americanos (Strigidae: *Glaucidium* spp.) –

Lechuzas son aves crepusculares o nocturnas. Por eso colores y otras características del plumaje probablemente son de mucho menos valor para el reconocimiento mutuo que vocalizaciones. Esto pueda explicar la variabilidad individual del plumaje y además las diferentes morfas del colorido en varias especies. Por otro lado en todas especies de lechuzas el inventario vocal es totalmente innato y específico con una cierta variabilidad individual, pero sin „dialectos“ y variaciones geográficas. Por este motivo vocalizaciones son los mecanismos interespecíficos más importantes en Strigidae y tocan y rollo muy importante para taxonomía.

Estudios morfológicos, bioacústicos, ecológicos y moleculares comprueban, que por lo menos 14 diferentes especies de Mochuelos (*Glaucidium* spp.) existen en todo el continente americano. La disociación de algunas especies se mostraba necesaria, sobre todo por las distintas vocalizaciones. Estudios moleculares (secuencias parciales del gen Citocroma-b) comprobaban los resultados bioacústicos, que fueron apoyados por investigaciones ecológicas y morfológicas.

Según las secuencias de la ADN las sustituciones nucleótidas subespecíficas varían hasta aproximadamente 1% en una especie. A partir de 1,5–2% sustituciones nucleótidas se debería pensar en especies distintas. Seguidamente (en pocos casos sólo por diferencias en vocalizaciones) hay las especies siguientes en América: – 1.) *Glaucidium californicum* („Rocky Mountains“ desde Canadá hasta Arizona, quizás hasta el extremo norte de México); – 2.) *Glaucidium gnoma* (desde México hasta Panamá, posiblemente hasta el noroeste de Sudamérica. La forma *hoskinsii* de Baja California probablemente es especie distinta); – 3.) *Glaucidium jardinii* (Cordillera de los Andes en el norte de Sudamérica desde Venezuela hasta Ecuador); – 4.) *Glaucidium bolivianum* (Nubiselvas y selvas de montaña en las laderas orientales de los Andes desde Perú hasta el noroeste de la Argentina); – 5.) *Glaucidium hardyi* (Pluviselvas amazónicas); – 6.) *Glaucidium griseiceps* (Sur de México y Centroamérica); – 7.) *Glaucidium palmarum* (Oeste de México desde Sonora hasta Oaxaca); – 8.) *Glaucidium sanchezi* (Nordeste de México en Tamaulipas y San Luis Potosí); – 9.) *Glaucidium parkeri* (Laderas orientales de los Andes desde Ecuador hasta el Norte de Bolivia); – 10.) *Glaucidium minutissimum* (Este de Brasil hasta Santa Catarina y regiones cercanas); – 11.) *Glaucidium brasilianum* (desde Texas hasta el centro de la Argentina); posiblemente las formas desde Texas a Centroamérica, consideradas como subespecies de *G. brasilianum*, puedan tener estado específico: *G. ridgwayi*. Además una pequeña forma en el norte argentino (Salta, Tucumán) parece representar una especie distinta: *G. tucumanum*. – 12.) *Glaucidium peruanum* (Oeste del Ecuador, oeste del Perú y probablemente el noroeste de Chile); – 13.) *Glaucidium nanum* (Chile al sur del desierto de Atacama y Argentina desde Río Negro hasta Tierra del Fuego); – 14.) *Glaucidium siju* (Cuba e Isla de Pines).

Siguiendo las secuencias de la ADN los autores intentaron a establecer una filogenia de las especies mencionadas arriba. Por este motivo los datos fueron analizados por „Maximum Parsimony“ y „Neighbour-Joining“. Seguidamente existen „grupos“ de especies a veces con allo y paraespecies, como *Glaucidium brasilianum* (*brasilianum*, *nanum*, *peruanum*), *Glaucidium californicum* (*californicum*, *gnoma*) y *Glaucidium bolivianum* (*bolivianum*, *hardyi*, *jardinii*).

Además parece muy probable, que en el norte argentino pueda existir la forma ya mencionada arriba, siendo específicamente distinta de *Glaucidium brasilianum*: *Glaucidium tucumanum*. Esta especie vive en un habitat de tipo „monte chaqueño“ en Salta y Tucumán, distin-

guiéndose bien de *G. brasilianum* ecológicamente, según la ADN (substitución nucleotida 8,7%!) y por su tamaño.

Los estudios moleculares comprobaban sin dudas, que *Glaucidium californicum* de Norteamérica se encuentra bastante alejado de *Glaucidium passerinum* de la palearctica. Este último parece ser más cercano al africano *Glaucidium perlatum* y al palearctico *Athene noctua*. Las tres especies probablemente forman un grupo genético común.

Inhalt

1. Einleitung	4
2. Arbeitsmethoden	6
2.1. Bioakustik	6
2.2. DNA-Isolierung	7
2.3. PCR und DNA-Sequenzierung	8
2.4. Abkürzungen	9
3. Die Sperlingskäuze Amerikas	9
3.1. Artenliste auf Grund bioakustischer, morphologischer und ökologischer Befunde	10
3.1.1. <i>Glaucidium californicum</i> Sclater 1857	10
3.1.2. <i>Glaucidium gnoma</i> Wagler 1832	13
3.1.3. <i>Glaucidium jardinii</i> (Bonaparte 1855)	16
3.1.4. <i>Glaucidium bolivianum</i> König 1991	18
3.1.5. <i>Glaucidium hardyi</i> Vielliard 1989	19
3.1.6. <i>Glaucidium griseiceps</i> Sharpe 1875	19
3.1.7. <i>Glaucidium palmarum</i> Nelson 1901	21
3.1.8. <i>Glaucidium sanchezi</i> Lowery & Newman 1949	21
3.1.9. <i>Glaucidium parkeri</i> Robbins & Howell 1995	21
3.1.10. <i>Glaucidium minutissimum</i> (Wied 1830)	24
3.1.11. <i>Glaucidium brasilianum</i> (Gmelin 1788)	25
3.1.12. <i>Glaucidium peruanum</i> König 1991	27
3.1.13. <i>Glaucidium nanum</i> (King 1827)	28
3.1.14. <i>Glaucidium siju</i> (D'Orbigny 1839)	30
3.2. Ergebnisse der molekularbiologischen Untersuchungen	32
3.2.1. Sequenzdaten	32
3.2.2. Basenzusammensetzung und Substitutionsmuster	34
3.2.3. Stammbaum-Rekonstruktion	37
4. Vergleich der molekularen, akustischen, biologischen und biogeographischen Aspekte	41
5. Danksagung	43
6. Literatur	44

1. Einleitung

Eulen sind überwiegend dämmerungs- oder nachtaktive. Demzufolge spielen bei ihnen Gefiedermerkmale zweifellos eine geringere Rolle für das gegenseitige Erkennen als Lautäußerungen. Somit können sich die Eulen eine größere individuelle Variabilität des Gefieders und zusätzlich verschiedene Farbmorphen „leisten“. Dagegen ist das gesamte Lautinventar vollständig angeboren (SCHERZINGER 1978, 1990; KÖNIG 1991) und variiert bei einzelnen Arten (zum Beispiel *Aegolius funereus*) nur individuell in gewissen Grenzen (KÖNIG 1968, 1969), das heißt: Eulen können nicht spotten. Sie zeigen – im Gegensatz zu manchen anderen Vogelarten – keine Neigung zu deutlicher Dialektbildung. Ihre Lautäußerungen dürften daher als biologische Isolationsmechanismen zwischen den verschiedenen Arten für die Taxonomie die wohl bedeutendste Rolle spielen (KÖNIG 1991, 1994a, b).

Die amerikanischen Kleineulen der Gattungen *Glaucidium* und *Otus* sind wegen der Polymorphie verschiedener Formen taxonomisch besonders schwierig, wenn man sich bei der Bearbeitung auf klassische Methoden beschränkt und sich in erster Linie auf Balgmaterial aus Museen stützt (HEKSTRA 1982). Zur Klärung der Verhältnisse sind Freilanduntersuchungen, vor allem ökologischer Art, sowie bioakustische Arbeiten unerlässlich (KÖNIG & STRANECK 1989; VIELLIARD 1989; KÖNIG 1991, 1994a, b).

Mit Unterstützung der Deutschen Forschungsgemeinschaft (DFG) begann vor acht Jahren einer der Autoren (C. K.), neotropische Sperlingskäuze (*Glaucidium* spp.) in Südamerika sowie in der Voliere zu studieren, um Fragen der ökologischen Differenzierung sowie der Taxonomie zu klären. Bei der Geländearbeit konnten Sperlingskäuze vor allem in Montanwäldern der Anden-Osthänge (südliche Yungas), im Trockenwald des Gran Chaco, im subtropischen Regenwald der argentinischen Provinz Misiones, im Buschland Zentralargentinien sowie in den *Nothofagus*-Wäldern Patagoniens näher untersucht und in erster Linie deren Lautäußerungen auf Tonband aufgenommen werden. Diese wurden mit weiteren Tonaufnahmen von amerikanischen Sperlingskäuzen sowie mit solchen des eurasischen *Glaucidium passerinum* verglichen. Darüber hinaus wurde umfangreiches Balgmaterial aus den Beständen europäischer und amerikanischer Museen untersucht. Die Arbeiten ergaben, daß die Zahl der amerikanischen Sperlingskauarten größer sein dürfte, als man bisher annahm. Es erwies sich als sinnvoll, verschiedene Taxa – trotz Ähnlichkeit von Färbung und Gefiederzeichnungen – artlich aufzuspalten, weil die Lautäußerungen mancher bisher jeweils zu einer Spezies gerechneten Formen zu verschieden sind (KÖNIG 1991; HOWELL & ROBBINS 1995).

Für viele Bereiche der Biologie, insbesondere Populationsbiologie, Soziobiologie, Ökologie, Systematik und Evolutionsforschung ist es wichtig, den Verwandtschaftsgrad von Individuen innerhalb einer Population oder die phylogenetische Position von Subspezies, Arten und höheren Taxa zu kennen (COOPER et alii 1992). Bisher stehen zur Klärung dieser Fragen vor allem Morphologie aber auch zunehmend weitere Merkmale, wie Verhalten, Bioakustik, Ökologie und Biochemie zur Verfügung (MAYR 1975). Um die systematische Stellung von Arten oder von höheren Taxa festzulegen, werden diese Merkmale vergleichend ausgewertet. Wenn auch ursprüngliche und abgeleitete Merkmale unterschiedlich gewichtet werden, so ist das übergeordnete Kriterium die Ähnlichkeit, das heißt Taxa mit gleichen oder ähnlichen Merkmalen werden im allgemeinen als verwandt angesehen; je ähnlicher, desto näher die vermutete Verwandtschaft (RIDLEY 1993).

Im Großen und Ganzen funktioniert dieses Vorgehen recht gut und hat zu einer weitgehend akzeptierten Klassifizierung der Tiere, Pflanzen und Mikroorganismen geführt, zumal in vielen Fällen direkte Evidenz aus Fossilfunden herangezogen werden kann. Ein kaum zu lösendes Problem tritt jedoch dann auf, wenn ein Merkmal adaptiv und unabhängig voneinander, also konvergent entstanden ist. Dies ist oft der Fall, wenn zwei Taxa, aus unterschiedlicher genetischer Richtung kommend, dieselbe ökologische Nische besetzen. Durch natürliche Selektion und Adaption können in diesen Fällen bestimmte Merkmale identisch sein. Bei Anwendung des Ähnlichkeitskriteriums werden aber dann Taxa vereinigt, die phylogenetisch nicht zusammengehören. Dieses Dilemma läßt sich jedoch meist lösen, wenn man molekulare Marker analysiert, da molekulare Merkmale im allgemeinen nicht oder deutlich weniger konvergent und adaptiv selektiert werden (HILLIS & MORITZ 1990).

Wenn auch Methoden wie DNA-DNA-Hybridisierung (SIBLEY & AHLQUIST 1989) oder RFLP-Analysen beachtliches leisten, so läßt sich letztendlich eine wirklich verlässliche Aussage über die Verwandtschaft und Taxonomie erst machen, wenn die exakte Aminosäuresequenz von Markerproteinen oder – besser noch – die Basensequenz von mehreren Genen (DNA) miteinander verglichen wird.

In den letzten 10 Jahren ist man in vielen Bereichen der Phylogenieforschung dazu übergegangen, molekulare Methoden mit hohem Auflösungsvermögen einzusetzen. Hier steht insbesondere die Sequenzierung von Genen im Vordergrund, da sich auf der Ebene der DNA-Sequenzen die Evolutionsergebnisse am klarsten widerspiegeln. Vereinfacht wird dieser Ansatz durch die methodische „Revolution“ der Polymerase-Ketten-Reaktion (PCR) (ERLICH 1989; INNIS et alii 1990; WINK & WEHRLE 1994). Mittels PCR ist es heute möglich, aus geringen Mengen von Gesamt-DNA, die aus Blut, Muskel, ja selbst Knochen und Federkielen relativ einfach zu isolieren ist, gezielt einzelne Gene so stark zu amplifizieren, daß man sie direkt sequenzieren kann (ERLICH 1989; INNIS et alii 1990; HOELZEL 1992). Über den Vergleich homologer Gen-Sequenzen kann man dann mit Hilfe von speziellen Phylogenieprogrammen [z. B. PAUP (SWOFFORD 1993), MEGA (KUMAR et alii 1993)] Rückschlüsse auf Verwandtschaft und Abstammung ziehen.

Bei der Wahl der Markergene werden nicht solche Gene gewählt, welche die Morphologie einer Art prägen, sondern Gene, die für Enzyme oder rRNA kodieren (HILLIS & MORITZ 1990). Man hofft, auf diese Weise die Probleme von Anpassung und Konvergenz, welche die traditionelle morphologische Taxonomie so erschweren, zu minimieren. Bei Vögeln ist man international dazu übergegangen, mitochondrielle Gene, wie beispielsweise das Cytochrom b-Gen, als Marker zu amplifizieren und zu sequenzieren (HOELZEL 1992; KOCHER et alii 1989; RICHMAN & PRICE 1992; SEIBOLD et alii 1993, 1995; WINK et alii 1993, 1994; HELBIG et alii 1993; KORNEGAY et alii 1993). Die Organellgene, deren Evolution bei Tieren schneller verläuft als die der Kerngene, werden nur maternell vererbt (AVISE 1994).

Grundsätzlich ist die Zahl der Basenaustausche mit der Zeit korreliert. Wenn auch nicht alle Gene gleich schnell evolvierten, so läßt sich die Existenz einer „Molekularen Uhr“ wohl kaum abstreiten. Dadurch haben wir die Möglichkeit, neben der Verwandtschaft auch grobe Aussagen darüber zu machen, wann Taxa sich in der Evolution getrennt haben (SHIELDS & WILSON 1987).

Um das für die Definition der einzelnen Sperlingskauzarten notwendige Mosaik an Merkmalen durch einen weiteren, sehr bedeutenden Baustein zu ergänzen, boten sich solche molekularbiologische Untersuchungen von Blut- und Gewebeproben (PCR, DNA-Sequenzierung) an. So entwickelte sich eine enge Zusammenarbeit zwischen dem Staatlichen Museum für Naturkunde in Stuttgart (C. K.) und dem Institut für Pharmazeutische Biologie der Universität Heidelberg (P. H., M. W.), deren Ergebnisse hier erläutert werden sollen.

2. Arbeitsmethoden

2.1. Bioakustik

Lautäußerungen von Käuzen wurden sowohl auf mehreren Expeditionen in Südamerika, als auch in Volieren des Stuttgarter Naturkundemuseums auf Tonband (Audiokassetten TDK MA-XG 60 mit Metallbändern) aufgenommen (MARANTZ CP 430 mit Mikrofon SENNHEISER MKH 815). Darüber hinaus wurde zu Vergleichszwecken umfangreiches Stimmenmaterial

verwendet, das von der British Library of Wildlife Sounds (BLOWS), vom Cornell Laboratory of Ornithology sowie von einigen Kollegen zur Verfügung gestellt worden war. Dabei verglichen wir vor allem diejenigen Lautäußerungen miteinander, welche von den verschiedenen Arten in jeweils bestimmten Situationen geäußert wurden (zum Beispiel Reviergesänge, Bettelrufe, etc.). Diese Tonaufnahmen analysierten wir mit einem KAY DSP Sona-Graph, Model 5500. Dabei wurde im allgemeinen die Zeitachse auf 2 Sekunden und der Frequenzbereich auf 4 kHz eingestellt. Wo dieser Maßstab verändert wurde, ist dies in der Bildunterschrift vermerkt. Die mit einem Thermodrucker ausgedruckten Sonagramme enthalten ein Oszillo- (*oben*) und ein Spektrogramm (*unten*). Ersteres gibt die Intensität der Laute, das andere Tonhöhe in Kilohertz (kHz) und Tondauer in Sekunden (sec.) an (KÖNIG 1991).

2.2. DNA-Isolierung

Ca. 2–3 dicke Tropfen Blut, aus der Flügelvene entnommen, wurden in 1 ml Isolierungspuffer (10% EDTA, 1% Tris, pH 7,5, 1% NaF, 0,5% Thymol) gesammelt und gut durchmischt (ARCTANDER 1988). Im angegebenen Puffer läßt sich Blut gut konservieren, ohne daß die DNA zerstört wird. Dies ist wichtig, da die Blutproben meist weit entfernt von einem Labor in der Natur gewonnen werden müssen und es häufig längere Zeit dauern kann, bis die Proben bei 4 oder –20°C gelagert werden können. Lagerung über mehrere Jahre ist unter diesen Bedingungen möglich. Anstelle von Blutproben können auch tiefgefrorene oder in Alkohol konservierte Gewebestücke herangezogen werden. In einigen Fällen gelingt die DNA-Isolierung auch aus Federkielen, wenn diese von relativ frischen Präparaten stammen. Herkunft der Tiere ist aus Tab. 1 zu ersehen.

Zur DNA-Isolierung wurden 0,3 ml der Blut-Puffermischung zu 3 ml Isolierungspuffer (25 mM EDTA, 75 mM NaCl, 10 mM Tris pH 7,5, 1% SDS, 1–2 mg Proteinase K) gegeben und geschüttelt. Nach Inkubation über Nacht bei 37°C werden 1 Volumen einer gesättigten NaCl-Lösung hinzupipettiert und 15 sec lang kräftig geschüttelt. Nach einer 10minütigen

Tab. 1. Herkunft der Proben (Abkürzungen siehe Kap. 2.4.). – Origin of samples (abbreviations see chapter 2.4.).

Art	Ort (Museumsnummer)
<i>Glaucidium perlatum</i>	Südafrika
<i>G. passerinum</i>	Schwarzwald, Deutschland
<i>G. hardyi</i> 1	Pando, Bolivien, Amazonasgebiet (LSUMZ 9708)
<i>G. hardyi</i> 2	Ucayali, Peru (LSUMZ 10738)
<i>G. „ridgwayi“?</i>	Mexico (LSUMZ 18252)
<i>G. gnoma</i>	Cartago, Costa Rica (LSUMZ 19891)
<i>G. californicum</i> 1, 2	British Columbia, Kanada
<i>G. peruanum</i> 1	Churute, W.-Ecuador (JF 1)
<i>G. peruanum</i> 2	Lambayeque, W.-Peru (LSUMZ 5234)
<i>G. bolivianum</i> 1	Salta, Argentinien (SMNS 63624)
<i>G. bolivianum</i> 3	Pasco, Anden von Peru (LSUMZ 8205)
<i>G. bolivianum</i> 4	Cochabamba, Anden von Bolivien (LSUMZ 6755)
<i>G. brasilianum</i> 3, 5, 6	Iguazú, Misiones, Argentinien (SMNS 63626, 63647, 63648)
<i>G. brasilianum</i> 4	Ucayali, Peru (LSUMZ 10739)
<i>G. brasilianum</i> S1–S3	Calamuchita, Córdoba, Argentinien (SMNS 63649, 64791, 64792)
<i>G. minutissimum</i> ?	Ostbrasilien
<i>G. nanum</i> S1, S2	Santa Cruz, Argentinien (SMNS 63632)
<i>G. „tucumanum“</i>	El Tala, Salta, Argentinien (SMNS 63625)
<i>G. spec.</i>	Mindo, Pichincha, Ecuador (LSUMZ 12188)
<i>Athene noctua</i>	Deutschland
<i>Otus scops</i>	Kreta
<i>O. atricapillus</i> 3	Misiones, Argentinien
<i>O. kennicotti</i>	Nordamerika

Tab. 2. Nukleotidsequenzen der Primer zur Amplifikation und Sequenzierung des Cytochrom b-Gens (verändert nach KOCHER et alii 1989). Alle Primer sind in 5'-3'-Orientierung angegeben. *Zahlen verweisen auf die Positionen im Cytochrom b-Gen von *Gallus gallus* (DESJARDINS & MORAIS 1990) hin. – Nucleotide sequences of the primers to amplify and sequence the cytochrome b gene (altered after KOCHER et alii 1989). All primers are orientated 5'-3'. *Numbers indicate the positions in the Cytochrome b gene of *Gallus gallus* (DESJARDINS & MORAIS 1990).

PCR Primer:

mt-A (L-14995*): CTCCCAGCCC CATCCAACAT CTCAGCATGA TGAAACTTCG
mt-F (H-16065*): CTAAGAAGGG TGGAGTCTTC AGTTTTTGGT TTACAAGAC

Sequenzier Primer:

mt-B (H-15298*): TTGTGATTAC TGTAGCACCT CAAATGATA TTTGTCCTCA

Zentrifugation bei 3.500 rpm wurde der Überstand abgenommen, mit 2 Volumenteilen 100% Ethanol oder 0,8 Vol. Isopropanol versetzt. Die jetzt ausfallende DNA wurde entweder durch Zentrifugation oder durch Aufwickeln auf einen Glasstab gewonnen und anschließend mit 70% Ethanol gewaschen. Nach Abdampfen des Ethanols wurde die DNA in 1 ml TE-Puffer (10 mM Tris, pH 7; 10 mM EDTA) oder Aqua bidest. gelöst.

2.3. PCR und DNA-Sequenzierung

PCR-Ansatz

Ein typischer PCR-Reaktionsansatz enthält: 1 µg DNA, 75 µM dNTPs, 1,5 mM MgCl₂, 1,5–2,0 Einheiten Taq-Polymerase, 10 µl 10x Taq-Puffer, 20 pmol Primer (siehe Tab. 2) und H₂O ad 100 µl.

Primer

Die Taq-Polymerase benötigt einen DNA-Doppelstrang, um einen zweiten Strang komplementär zu ergänzen. Durch die Wahl der PCR-Primer wird entschieden, welches Gen amplifiziert wird. Primer zur Amplifikation des Cytochrom b-Gens: Primer A und F (Tab. 2) amplifizieren ein über 1000 bp langes Fragment des mitochondriellen Genoms, das den größten Teil des Cytochrom b-Gens umfaßt. Primer B wurde als Sequenzierprimer eingesetzt.

Temperaturprogramm

Nach einer initialen Denaturierung von 4 min bei 94°C, erfolgt das nachfolgende Temperaturprogramm: 94°C 45 Sekunden, 45°C 60 Sek., 72°C 90 Sek. Dieser Temperaturzyklus wird 30 mal im Thermozykler (Biometra) wiederholt.

Sequenzierung

Das PCR-Reaktionsprodukt wird über eine präparative Agarose-Gelelektrophorese von den Primern und nicht eingebauten Nukleotiden abgetrennt, aus dem Gel eluiert und mittels Quiaex-Kit (Diagen, Düsseldorf) gereinigt. Nach Fällung mit Natriumacetat und Isopropanol wird die DNA zur Sequenzierung in einem kleinen Volumen H₂O oder TE-Puffer aufgenommen. Die Sequenzierung erfolgt nach dem Strangabbruch-Verfahren (Verwendung von Dideoxynukleotiden) mittels Sequenase (USB) oder T7-Polymerase (Pharmacia) und Verwendung von 35_s-alpha-dATP als radioaktivem Tracer nach den Vorschriften der Hersteller. Nach Polyacrylamidgel-Elektrophorese werden die aufgetrennten DNA-Fragmente durch Autoradiographie sichtbar gemacht (SAMBROOK et alii 1989; WINK & WEHRLE 1994). Die Nukleotidsequenzen werden manuell bestimmt.

Sequenzauswertung

Die erhaltenen Nukleotidsequenzen des Cytochrom b-Gens wurden anhand der homologen Sequenz des Huhns (DESJARDIN & MORAIS 1990), geordnet („aligned“) und über die

Phylogenieprogramme PAUP 3.1.1 (SWOFFORD 1993) und MEGA ausgewertet, die sich weltweit bewährt haben (STEWART 1993). Man unterscheidet Merkmals-„Maximum Parsimony“ und „Distanzmethoden“. Im „Maximum Parsimony“-Verfahren werden vor allem heuristische Algorithmen eingesetzt und zur statistischen Absicherung durch eine „Bootstrap-Analyse“ abgesichert (SWOFFORD 1993). Als Distanzmethode hat sich das „Neighbour-Joining“ bewährt, wobei als Distanzparameter die p-Distanz-, oder Kimura-2-Algorithmen (zur Korrektur von Ungleichmäßigkeiten zwischen Transitionen und Transversionen) angewendet werden (KUMAR et alii 1993). Wichtig ist die Auswahl der „Outgroup“, die als Basis für die Rekonstruktion der Bäume dient. Sie sollte von allen Taxa gleichweit entfernt sein, aber nicht zur „Ingroup“ gehören (HILLIS & MORITZ 1991).

2.4. Abkürzungen

BBC = British Broadcasting Company, London, U. K.;
 BLOWS = British Library of Wildlife Sounds, London, U. K.;
 BMNH = British Museum (Natural History Museum), Ornithology Department, Tring, U. K.;
 CORNELL = Cornell Institute of Ornithology, Ithaca, U.S.A.;
 JF = Zoologisk Museum (JON FJELDSÅ), Kopenhagen, Dänemark;
 LSUMZ = Louisiana State University, Museum of Zoology, Baton Rouge, U.S.A.;
 SMF = Forschungsinstitut und Museum Senckenberg, Frankfurt a. M., Deutschland;
 SMNS = Staatliches Museum für Naturkunde Stuttgart, Stuttgart, Deutschland;
 ZMK = Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig, Bonn, Deutschland.

3. Die Sperlingskäuze Amerikas

Es gibt verschiedene Gesichtspunkte, nach denen man den Begriff „Art“ definieren kann (CRACRAFT 1983; MAYR 1940; MCKITTRICK & ZINK 1988). Wir halten das Konzept der „Biologischen Art“ im Sinne von E. MAYR (1975) und J. HAFFER (1974, 1987, 1988, 1990) für das sinnvollste. Somit betrachten wir als Spezies die Vertreter einer Fortpflanzungsgemeinschaft, die Isolationsmechanismen entwickelt haben, damit sie sich nicht mit Angehörigen einer anderen Fortpflanzungsgemeinschaft unbegrenzt vermischen, wenn auch in manchen Fällen Hybridisierungen anzunehmen sind (KÖNIG 1991). Solche Bastarde dürften dann jedoch in der Regel entweder infertil oder zumindest in der Fortpflanzung behindert sein.

In der Literatur (AMADON & BULL 1988; BOCK & FARRAND 1980; ECK & BUSSE 1981) werden meist nur fünf Arten Sperlingskäuze für den amerikanischen Kontinent und seine Inselwelt aufgeführt:

- *Glaucidium gnoma* (Verbreitung: Rocky Mountains, südwärts bis Guatemala und Honduras);
- *Glaucidium brasilianum* (Texas, Mexico, Mittelamerika und ganz Südamerika bis Feuerland);
- *Glaucidium minutissimum* (Mexico, Mittelamerika, tropisches Südamerika bis Ostbrasilien);
- *Glaucidium jardinii* (Costa Rica, Panama und Anden von Venezuela bis Nordargentinien);
- *Glaucidium siju* (Cuba und Pines).

Ökologische Untersuchungen im Freiland sowie vor allem vergleichende Studien über die Lautäußerungen (KÖNIG 1991, 1994a; HOWELL & ROBBINS 1995), legten den Schluß nahe, daß die ersten vier Arten spezifisch aufgespalten werden müssen.

Die Gesamtzahl der Arten erhöht sich dadurch auf insgesamt mindestens 14, die sich alle stimmlich sowie nach ihren ökologischen Ansprüchen unterscheiden lassen. Unter diesen Gesichtspunkten ergeben sich dann folgende Arten (KÖNIG 1991; HOWELL & ROBBINS 1995), die wir der Vollständigkeit halber auch mit deutschen, englischen und spanischen sowie in drei Fällen auch mit portugiesischen Namen versehen haben.

3.1. Artenliste auf Grund bioakustischer, morphologischer und ökologischer Befunde

3.1.1. *Glaucidium californicum* Sclater 1857

(Rocky Mountains-Sperlingskauz, Northern Pygmy Owl, Mochuelo Norteamericano)

Diese Art wurde bislang als *Glaucidium gnoma* bezeichnet und mit dem „echten“ *G. gnoma* aus Mexico und Mittelamerika artlich vereinigt. RIDGWAY (1873) unterschied aber schon damals beide Formen, betrachtete allerdings *californicum* als Unterart des eurasischen *Glaucidium passerinum*. Er sieht diesem auch sehr ähnlich, ist jedoch relativ langschwänziger und hat keine dicht befiederten, sondern – wie alle amerikanischen Sperlingskäuze – beborstete Zehen. Das sicherste Unterscheidungsmerkmal zwischen *passerinum* und *californicum*, welches man vielfach auch noch an Präparaten erkennen kann, ist die stark blasenartig erhabene, stumpf kegelförmige („geschwollene“) Umgebung der Nasenlöcher bei *californicum*, die auch die restlichen Arten des amerikanischen Kontinents aufweisen. Bei *passerinum* dagegen hebt sich die Umgebung der Nasenlöcher niemals dick „geschwollen“ von der Wachshaut ab. Auf Grund dieses Merkmals dürfte eine bisher vermutete, nähere Verwandtschaft mit *G. passerinum* wenig wahrscheinlich sein (was auch aus genetischen Analysen klar hervorgeht, siehe Kap. 3.2.)

Glaucidium californicum und *G. gnoma* unterscheiden sich vor allem durch den unterschiedlichen Handflügelindex: *californicum* hat gerundete, *gnoma* spitze Flügel! Auch in den Maßen gibt es Unterschiede: Flügellänge (chord) bei *californicum* etwa 95–103 mm, Schwanz (Länge der mittleren Steuerfeder) 70,0–76,5 mm. Bei *gnoma* beträgt die Flügellänge etwa 86–91 mm, die Schwanzlänge 59 bis knapp 64 mm. Unklar ist der Status der Form *hoskinsii* aus den Bergen Niederkaliforniens. Nach der Gefiederzeichnung könnte man sie zu der nordamerikanischen Art *G. californicum* zählen. Sie ist jedoch deutlich kleiner mit absolut kürzerem Schwanz. So hat ein Weibchen aus den San Pedro Mts., Lower California (BMNH, Tring, Nr. 1955.6.N.20.4486, gesammelt am 8. 5. 1893), eine Flügellänge von 90,5 mm und eine Schwanzlänge von 64,0 mm. Die Flügelspitze ist gerundet (kleiner Handflügelindex) wie bei typischen *californicum* und weniger zugespitzt als bei *gnoma*. Demnach könnte man vielleicht *hoskinsii* als kleinste Unterart von *G. californicum* ansehen, zumal der betreffende Vogel doch noch relativ langschwänziger ist als die untersuchten Formen von *gnoma*. Es erscheint aber wahrscheinlicher, daß *hoskinsii* eine selbständige Art verkörpert: *Glaucidium hoskinsii*. Da wir jedoch weder Tonaufnahmen, noch DNA-Material von *hoskinsii* untersuchen konnten, muß diese Frage vorerst unbeantwortet bleiben.

G. californicum ist jedoch offensichtlich nicht nur relativ, sondern meist auch – die Artselfständigkeit von *hoskinsii* bleibt dabei ungeklärt – absolut langschwänziger als *gnoma*, während die Gefiederfärbung bei beiden sehr variiert. Allerdings scheint

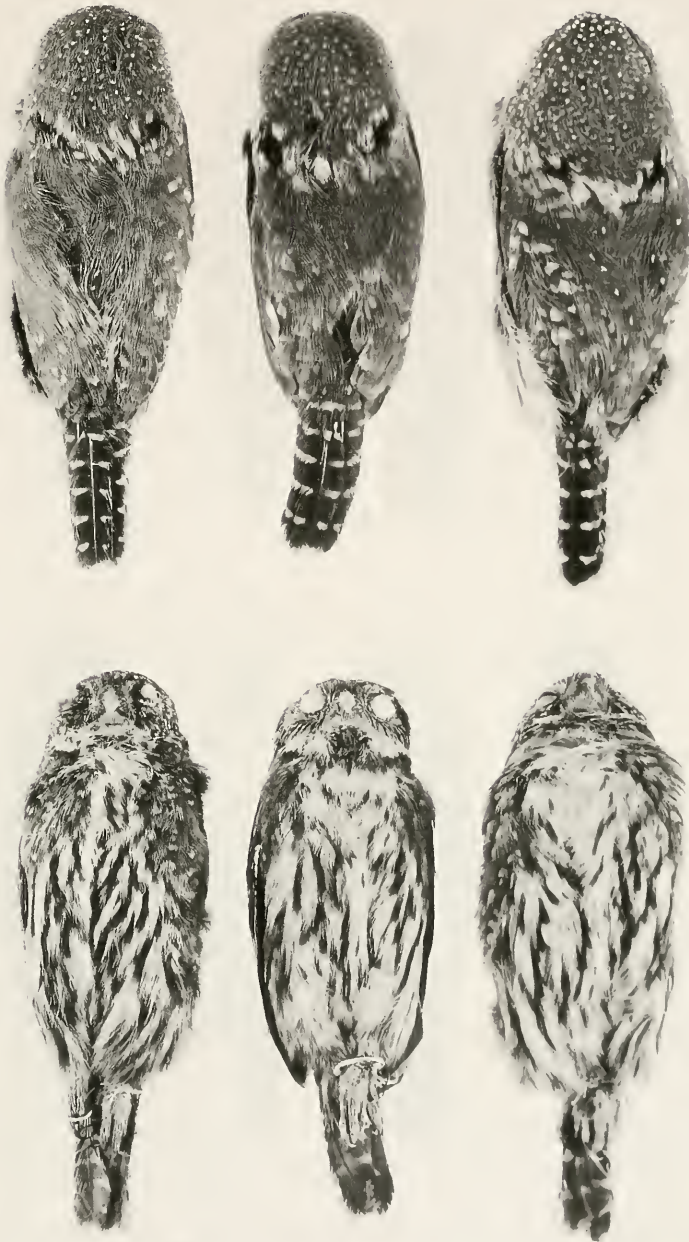


Abb. 1. 3 Bälge von *Glaucidium californicum*. Links ein Stück der Unterart *pinicola* aus Colorado (graue Morphe); in der Mitte rote Morphe aus British Columbia; rechts graue Morphe aus Arizona. Alle Bälge Brit. Mus. Nat. History, Tring. Foto: SMNS (R. HARLING). – 3 skins of *Glaucidium californicum*. Left: grey morph from Colorado (ssp. *pinicola*); centre: red morph from British Columbia; right: grey morph from Arizona.

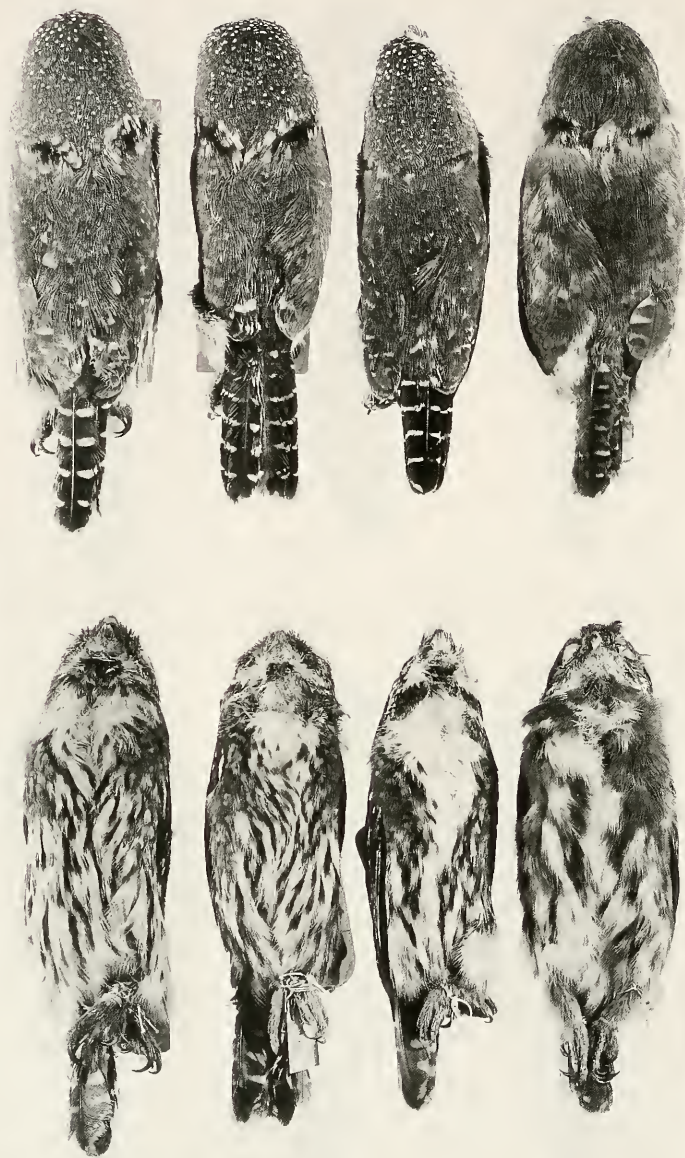


Abb. 2. Von links nach rechts: *Glaucidium californicum californicum* aus Kalifornien (BMNH, Tring); *G. (?)hoskinsii* „Lower California“ (BMNH, Tring); *G. gnoma gnoma*, braune Morphe, aus Mexico (SMF); *G. gnoma cobanense*, rote Morphe, von Coban, Guatemala (BMNH, Tring). Foto: SMNS (R. HARLING). – From left to right: *Glaucidium californicum* from California (BMNH, Tring); *G. (?)hoskinsii* from „Lower California“ (BMNH, Tring); *G. gnoma gnoma*, brown morph, from Mexico (SMF); *G. gnoma cobanense*, red morph, from Coban, Guatemala (BMNH, Tring).

californicum unterseits stets kräftiger und klarer längsgestreift zu sein, während *gnoma* gröbere, teilweise ineinander übergehende Streifungen auf der Unterseite hat. Außerdem gibt es bei beiden Arten graue, braune und rote Morphen. Wegen der großen Ähnlichkeit im Gefieder wurde bis heute *californicum* nur subspezifischer Rang innerhalb der Art *G. gnoma* zuerkannt. Dies ist aber falsch (Abb. 1–2). *Glaucidium gnoma* und *G. californicum* unterscheiden sich nämlich deutlich durch unterschiedliche ökologische Ansprüche sowie durch verschiedene Lautäußerungen: Die erstgenannte Art bewohnt montane Laubwälder von Mexico bis Panama. Die andere (*californicum*) ist auf Koniferenwälder der Rocky Mountains beschränkt und ihre Verbreitung reicht südwärts bis Kalifornien und Arizona (eventuell bis in Nadelwäldungen in den Bergen des nördlichsten Mexico). Der Reviergesang von *Glaucidium californicum* besteht aus monotonen, im Abstand von etwa 2 Sekunden geäußerten Einzelpfeifen in längerer Folge. Sie ähneln sehr dem Gesang des eurasischen *Glaucidium passerinum* (Abb. 3–4), sind jedoch kräftiger und in der Tonlage etwas tiefer. Beide haben aber keine Ähnlichkeit mit dem Gesang von *Glaucidium gnoma* (siehe Kap. 3.1.2.). *Glaucidium californicum* ist nach den jetzigen Befunden eine valide Art und von *G. gnoma* spezifisch zu trennen (siehe unsere genetischen Ergebnisse!). Die Sperlingskäuze der Rocky Mountains müssen daher jetzt *Glaucidium californicum* heißen.

3.1.2. *Glaucidium gnoma* Wagler 1832

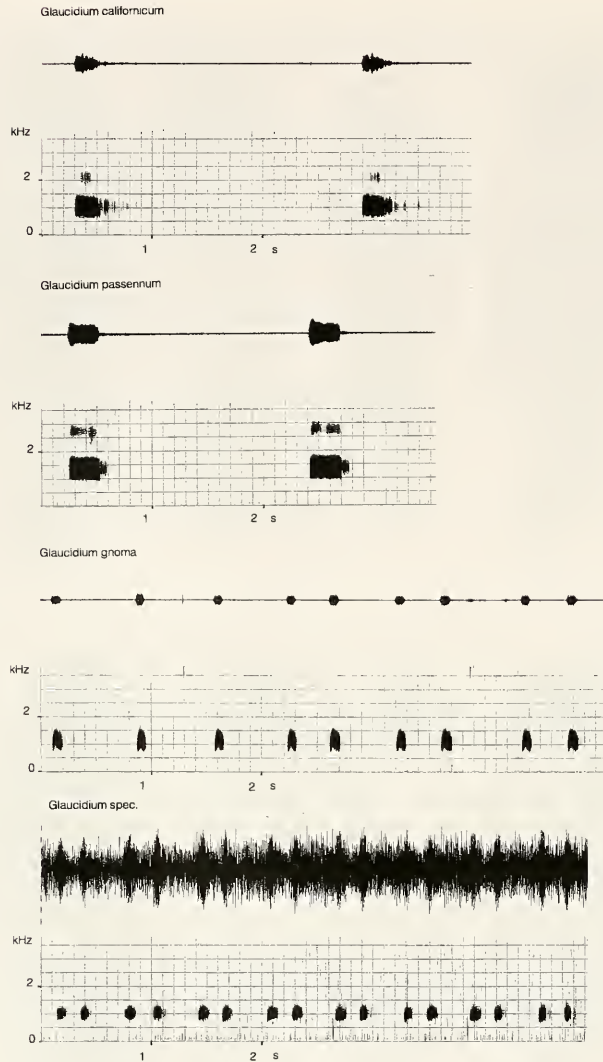
(Gnomen-Sperlingskauz, Mexican Pygmy Owl, Mochuelo mejicano)

Obwohl der vorangegangenen Art sehr ähnlich – aber meist kleiner und deutlich kurzschwänziger – ist, wie bereits erwähnt, *G. gnoma* nicht konspezifisch mit *G. californicum*. Man kann beide Arten häufig schon im Gefieder dadurch unterscheiden, daß die Unterseite von *gnoma* „verwaschener“ längsgestreift und eine Kehle und Vorderbrust umfassende Zone ausgedehnter weiß gefärbt ist. Bei der Subspezies *cobanense* aus Guatemala werden diese Merkmale noch deutlicher, so daß Käuze aus dieser Region im Gefieder etwas dem nordandinen *G. jardinii* ähneln (Abb. 2). Bei der Form aus Costa Rica sind diese Merkmale so stark ausgeprägt (Abb. 7), daß man die in dortigen Bergwäldern lebenden Sperlingskäuze bisher als Unterart von *jardinii* ansah: *Glaucidium jardinii costaricanum* (KELSO 1937). Betrachtet man jedoch die Zeichnungsmuster der Käuze von Mexico bis Costa Rica, so ist festzustellen, daß die Längsstreifung der Unterseite immer verwaschener wird, bis sie schließlich der von *G. jardinii* ähnelt. Letzterer unterscheidet sich aber durch einen völlig anderen Gesang.

Nach Stimmenvergleichen von Tonbandaufnahmen kommt *Glaucidium gnoma* von Laubwäldern in den Bergen Mexicos über Bergwäldungen Mittelamerikas bis vielleicht sogar ins nordwestlichste Südamerika vor (KÖNIG 1991, 1994a).

Der Reviergesang des Männchens ist eine Folge von in unregelmäßigem Rhythmus geäußerten Einzellauten (etwa 2–3 pro Sekunde), die mit regelmäßigen Folgen von Doppeltönen („couplets“) abwechseln (Abb. 5–6). Dabei besteht der Gesang eines Kauzes aus einem Bergwald Panamas (Abb. 6) nur aus regelmäßigen „Couplets“; unregelmäßige Lautfolgen fehlen.

Wegen des Fehlens von mehr Vergleichsmaterial, kann leider nicht entschieden werden, ob es sich bei diesem Vogel, sowie bei ähnlich singenden aus Bergwäldern im nordwestlichen Südamerika um *G. gnoma*, oder um eine bislang noch unbekannte Art handelt. Darüber hinaus ist es wahrscheinlich, daß die von SHARPE



- Abb. 3. Ausschnitt aus einer Gesangsstrophe von *Glaucidium californicum* (oben) aus Bolinas, Kalifornien. Aufnahme: J. T. MARSHALL (ARA-Records). – Part of a song-strophe of *Glaucidium californicum* (above) from Bolinas, California.
- Abb. 4. Ausschnitt aus einer Gesangsstrophe von *G. passerinum* aus dem Schwarzwald, SW-Deutschland. Aufnahme: C. KÖNIG. – Part of a song-strophe of *G. passerinum* from Schwarzwald (Black Forest), SW-Germany.
- Abb. 5. Ausschnitt aus einer Gesangsstrophe von *G. gnoma* aus Coahuila, Mexico. Aufnahme: J. T. MARSHALL (ARA-Records). – Part of a song-strophe of *G. gnoma* from Coahuila, Mexico.
- Abb. 6. Ausschnitt aus einer Gesangsstrophe von *G. (?)gnoma* (unten) von Cerro Punta, Panama. Aufnahme: R. BEHRSTOCK. – Part of a song-strophe of *G. (?)gnoma* from Cerro Punta, Panama.

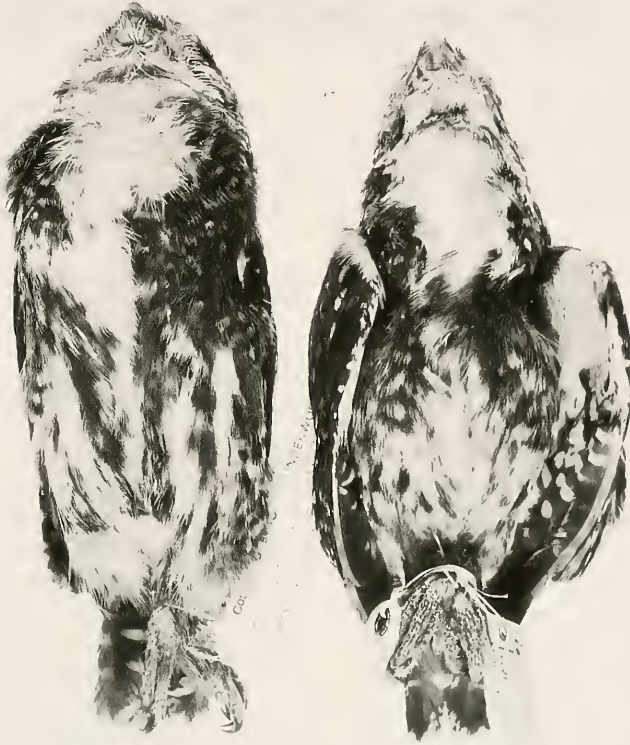


Abb. 7. 2 Bälge von *Glaucidium gnoma costaricanum* aus Costa Rica (BMNH, Tring). Foto: SMNS (H. LUMPE). – 2 skins of *Glaucidium gnoma costaricanum* from Costa Rica (BMNH, Tring).

(1985a, b) als *Glaucidium cobanense* beschriebene Form aus Guatemala, vermutlich als Subspezies zu *G. gnoma* gehören dürfte. Zumindest ist sie nahe mit dieser verwandt. Im Gefieder ähnelt sie der Form *costaricanum* aus Costa Rica (Abb. 2, 7).

Die gesanglichen Äußerungen der Sperlingskäuze aus Bergwäldern Costa Ricas ähnelt denen typischer *gnoma* sehr und zeigen keine Ähnlichkeit mit denen der nordandinen Art *G. jardinii* (3.1.3.). Die Bergwaldkäuze Costa Ricas müssen demnach *Glaucidium gnoma costaricanum* heißen, es sei denn, die Form *cobanense* würde sich als Allo- oder Paraspezies zu *gnoma* erweisen. Auf keinen Fall ist *costaricanum* als Unterart von *G. jardinii* zu betrachten (KÖNIG 1991).

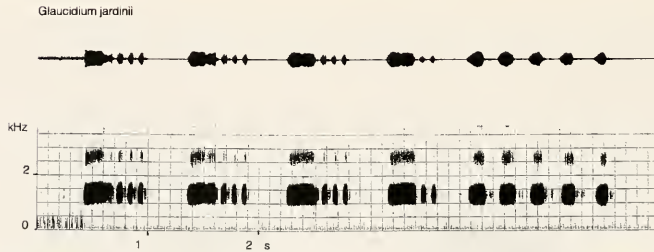


Abb. 8. Ausschnitt aus einer Gesangsstrophe von *Glaucidium jardinii* vom Cotopaxi, Ecuador. Die Einleitungstriller sind kurz, hart und „stotternd“. Das anschließende „Staccato“ ist relativ rasch. Aufnahme: N. KRABBE. – Part of a song-strophe of *Glaucidium jardinii* from Cotopaxi, Ecuador. The introductory trills are short and „stuttering“. The following „staccato“ is relatively fast.

Die bisher als Unterart zu *G. gnoma* gestellte Form *hoskinsii* aus Niederkalifornien hat, wie bereits bei *G. californicum* erwähnt, vermutlich Artstatus.

3.1.3. *Glaucidium jardinii* (Bonaparte 1855) (Anden-Sperlingskauz, Andean Pygmy Owl, Mochuelo Andino)

Die bisher in Vogelführern und Abhandlungen über Eulen (zum Beispiel FJELDSÅ & KRABBE 1990, WOLTERS 1975–1982) Amerikas angegebene Verbreitung dieser Art (Costa Rica bis Bolivien oder Argentinien) stimmt nicht. In Mittelamerika kommt nach unseren Untersuchungen *Glaucidium jardinii* überhaupt nicht vor!

Die Verbreitung von *Glaucidium jardinii* dürfte auf den Andenraum im nördlichen Südamerika beschränkt sein. Die Terra typica ist Quito (Ecuador) (BONAPARTE 1855). Dort kommt er anscheinend nur in Bergwäldern bis hinauf in die *Polylepis*-Regionen Venezuelas, Kolumbiens (außer Westkordillere) und Ecuadors vor. Etwa südlich des Marañón-Einschnittes in den Anden scheint er in den montanen Wäldern am Osthang der Kordilleren durch den neubeschriebenen *Glaucidium bolivianum* ersetzt zu werden, dessen Verbreitung bis in die „Yungas“ des nördlichen Argentinien (Salta, Jujuy, Tucumán) reicht (KÖNIG 1991, 1994a). Nach neuesten Untersuchungen (ROBBINS & HOWELL 1995) könnte *G. jardinii* lokal neben dem neu beschriebenen *Glaucidium parkeri* vorkommen, wobei *jardinii* vermutlich höhere Lagen bevorzugt.

Der Reviergesang von *Glaucidium jardinii* beginnt mit einer Folge von kurzen, etwas „stotternd“ klingenden Trillern, an die sich eine Reihe von relativ schnell, aber regelmäßig aneinandergereihten Einzellaute (etwa 4 in der Sekunde) anschließt (Abb. 8). Die stotternden Triller werden relativ häufig geäußert.

Nach diesen Befunden dürfte *G. jardinii* mit *G. brasilianum* nicht näher verwandt sein. Auf keinen Fall ist er somit eine „ökologische Rasse“ von letzterem (PHELPS & PHELPS 1958).

Von *G. bolivianum* (3.1.4.) unterscheidet er sich deutlich durch stimmliche Äußerungen sowie im Verhalten. *Glaucidium jardinii* gehört zu den am Tage häufig aktiven Sperlingskäuzen, während *bolivianum* überwiegend dämmerungsaktiv ist.

Aus Bergwäldern Süd-Ecuadors (Cordillera de Cutucú, Morona-Santiago) liegt uns eine Tonaufnahme vom Gesang eines Sperlingskauzes vor, die Doppellaute enthält. Sie stammt mit Sicherheit nicht von *G. jardinii* (CORNELL-Nr. 41504, Aufn.

M. ROBBINS 1984) sondern dürfte nach ROBBINS & HOWELL (1995) von dem von ihnen neu beschriebenen *Glaucidium parkeri* (3.1.9.) stammen.

Diese Lautäußerungen scheinen ferner denen eines Kauzes zu ähneln, welche MILLER (1963) in der Westkordillere Kolumbiens vernahm (leider liegt keine Tonaufnahme, sondern nur eine Beschreibung vor). Dessen Gesang beschrieb er als vielfach aus Doppellauten bestehend. Künftige Untersuchungen müssen klären, ob dieser Kauz zu *parkeri* oder zu dem Artenkreis um *G. gnoma* (3.1.2.) gehört, der möglicherweise eine noch unbeschriebene Art enthält.



Abb. 9. Linker Flügel (von dorsal) von *Glaucidium bolivianum* (links) aus den „Yungas“ bei La Paz, Bolivien. Die Handschwingen überragen die Armschwingen nur wenig (kleiner Handflügelindex). Skizze: M. GRABERT. – Left wing (from above) of *Glaucidium bolivianum* (left) from the Yungas of La Paz, Bolivia. The primaries reach only a few millimeters beyond the tips of the secondaries (rounded wing-tip).

Abb. 10. Linker Flügel von *G. jardiinii* (rechts) aus der Umgebung von Quito, Ecuador. Die Handschwingen überragen die Armschwingen beträchtlich (großer Handflügelindex). Skizze: M. GRABERT. – Left wing of *G. jardiinii* (right) from near Quito, Ecuador. The primaries reach rather far beyond the tips of the secondaries (pointed wing-tip).

3.1.4. *Glaucidium bolivianum* König 1991
(Yungas-Sperlingskauz, Yungas Pygmy Owl, Caburé Yungueño)

Diese neubeschriebene Art wurde – trotz ähnlicher Gefiederzeichnung – aufgrund abweichender Lautäußerungen sowie morphologischer Unterschiede von *G. jardinii* abgetrennt (KÖNIG 1991). Sie hat relativ kürzere und abgerundetere Flügel als *jardinii*, was auf eine etwas andere Lebensweise hinweist (Abb. 9–10). Tatsächlich ist diese Art – im Gegensatz zu der anderen – überwiegend dämmerungs- und nachtaktiv, bewohnt meist dichtere Vegetation und bevorzugt den dichtbelaubten, mit Epiphyten bewachsenen Kronenbereich höherer Bäume in den Nebelwäldern der Ostanden („Yungas“) (HUECK 1966).

Der Gesang wird mit 2–3 langen, melodisch-weichen Trillern von 1–1½ Sekunden Dauer eingeleitet, an die sich in gemächlicher Folge (etwa 1½–2 Laute in der Sekunde) längere Reihen aus monotonen Einzelpfeifen anschließen (Abb. 11). Der größte Teil des Gesanges besteht aus solchen, in gemächlichem „staccato“ vorgetragenen Lautfolgen, während die Triller relativ selten zu hören sind.

Nachdem die Gesänge verschiedener Männchen von NO-Peru bis Nordargentinien kaum variieren, sich aber von solchen aus Venezuela und Ecuador deutlich unterscheiden, dürfte *G. bolivianum* von dem nordandinen *G. jardinii* sicher spezifisch verschieden sein. Die Verbreitungsgrenze zwischen beiden Arten verläuft vermutlich im Bereich des Marañón-Durchbruchs durch die nördlichen Anden. Nach Süden reicht das Vorkommen bis in die Ausläufer des „tucumanisch-bolivianischen Waldes“ (Südliche Yungas) in der argentinischen Provinz Tucumán, eventuell sogar

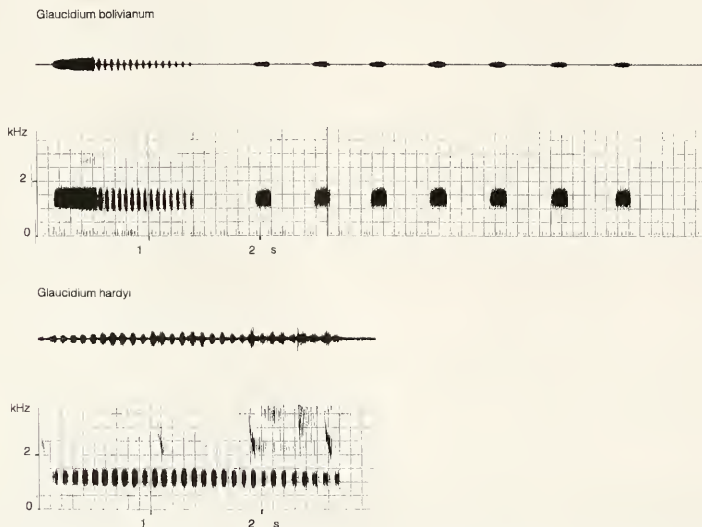


Abb. 11. Ausschnitt aus einer Gesangsstrophe von *Glaucidium bolivianum* (oben) aus der Umgebung von Salta, Argentinien. Man beachte den langen Einleitungstriller sowie die langsame Lautfolge im Vergleich zu Abb. 8. Aufnahme: C. KÖNIG. – Part of a song of *Glaucidium bolivianum* (above) from near Salta, Argentina. Note the long introductory trill and the slow sequence of notes in the following strophe, compared with fig. 8.

Abb. 12. Gesangsstrophe von *G. hardyi* aus Rondônia, Brasilien. Aufnahme: J. VIELLIARD (ARA-Records). – Song-strophe of *G. hardyi* from Rondônia, Brazil.

bis ins nordöstlichste Catamarca. Im Norden seines Verbreitungsgebietes könnte lokal neben ihm *Glaucidium parkeri* (3.1.9.) vorkommen.

3.1.5. *Glaucidium hardyi* Vielliard 1989

(Amazonas-Sperlingskauz, Amazonian Pygmy Owl, Caburé Amazónico, portugiesisch: Caburé Amazônico)

Diese Art wurde bislang allgemein für *Glaucidium minutissimum minutissimum* gehalten (PETERS 1940). Nach dem Gefieder sind beide Arten auch nur schwierig zu unterscheiden (KÖNIG 1991, 1994a). VIELLIARD (1989) stellte aber durch bioakustische Studien fest, daß es sich um eine andere Art handeln muß. Diese ist in den tropischen Regenwäldern des Amazonasgebietes zu Hause, in denen *Glaucidium minutissimum* fehlt. *Glaucidium hardyi* bewohnt die mit Epiphyten dicht bewachsene Kronenregion der Urwaldbäume und ist daher schwierig zu beobachten.

Der Reviergesang ist ein melodischer, etwas abfallender Triller, welcher etwas an denjenigen von *Glaucidium bolivianum* erinnert (Abb. 12). Staccato-Reihen aus Pfeiftönen werden jedoch nicht geäußert. Möglicherweise stehen sich *G. hardyi* und *G. bolivianum* verwandtschaftlich näher und bilden vielleicht einen Artenkreis. Zu *G. minutissimum* dürfte nach dem bisherigen Wissensstand jedoch keine nähere Verwandtschaft bestehen, wie sie von HOWELL & ROBBINS (1995) vermutet wird.

3.1.6. *Glaucidium griseiceps* Sharpe 1875

(Yucatán-Sperlingskauz, Central American Pygmy Owl, Mochuelo Centroamericano)

Bislang wurden die Yucatán-Sperlingskäuse Mexicos und Mittelamerikas zu *Glaucidium minutissimum* gezählt, weil sie eine dieser Art verblüffend ähnliche Gefiederfärbung haben (Abb. 13). *G. griseiceps* hat jedoch einen großen, weißen Brustfleck, der sich bauchwärts fortsetzt. Außerdem sind Brust- und Bauchseiten kräftig längsgestreift. *G. minutissimum* dagegen weist nur einen relativ kleinen, weißen Fleck auf der Vorderbrust auf und die rostbräunliche Zeichnung der Unterseite ist verwaschener. Die Schwanzzeichnung variiert bei *griseiceps* stärker als bei *minutissimum*.

Glaucidium griseiceps bewohnt feucht-tropisches Wald- und Buschland in tieferen und mittleren Lagen (bis etwa 1000 m Höhe). Er ist nach HOWELL & ROBBINS (1995) von Süd Mexiko über große Teile Mittelamerikas bis ins nordwestlichste Südamerika (NW-Kolumbien, NW-Ecuador) verbreitet. Da der bisher in subspezifischem Sinn benützte Name *griseiceps* für Käuze von der Halbinsel Yucatán der älteste ist, sollte die Art folglich auch *Glaucidium griseiceps* heißen. Ihr Gesang besteht aus kurzen Reihen (meist etwa 5–18 Laute) monotoner, in regelmäßigem Rhythmus geäußerter Einzelpiffe, die nach Pausen unterschiedlicher Länge wiederholt werden (Abb. 14a).

Strophen aus nur zwei oder drei Einzeltönen (wie Tonaufnahme eines Vogels aus San Luis Potosí, Mexico, auf der ARA-Records-Kassette über Stimmen amerikanischer Eulen) erinnern sehr an den Gesang von *Glaucidium minutissimum*. Diese Tatsache veranlaßte HOWELL & ROBBINS (1995) die Sperlingskäuse aus Tamaulipas und San Luis Potosí als eigene Art zu betrachten: *Glaucidium sanchezi* (Abb. 14b, 3.1.8.). Auch der bisher als Rasse von *G. minutissimum* angesehenen Form *palmarum* aus dem westlichen Mexico wird der Artstatus zugebilligt (3.1.7.). Alle 3 Taxa sowie *G. hardyi* und *G. minutissimum* ordnen sie – vor allem wegen der Ähnlichkeit in Gestalt und Gefiederzeichnungen – dem *Glaucidium minutissimum*-Komplex zu.



Abb. 13. Oben: *Glaucidium minutissimum* aus São Paulo, Brasilien (links) und *G. griseiceps* (rechts) aus Guatemala. – Above: *Glaucidium minutissimum* (left) from São Paulo, Brazil and *G. griseiceps* (right) from Guatemala. – Unten: *G. griseiceps* (links) und *G. minutissimum* (rechts). Beide Bälge SMF. Foto: SMNS (R. HARLING). – Below: *G. griseiceps* (left) and *G. minutissimum* (right). Both skins SMF.

Die schon früher geäußerte Vermutung, *G. griseiceps* könnte mit *G. minutissimum* näher verwandt sein (KÖNIG 1991, 1994a), erscheint nach unseren neuesten Untersuchungen fraglich. Dasselbe gilt vermutlich auch für *palmarum* und *sanchezi*, die möglicherweise mit *griseiceps* und *parkeri* den *G. griseiceps*-Komplex bilden. Solange hierüber jedoch keine DNA-Untersuchungen vorliegen, muß alles Hypothese bleiben!

3.1.7. *Glaucidium palmarum* Nelson 1901

(Colima-Sperlingskauz, Colima Pygmy Owl, Mochuelo de Colima)

Der Colima-Sperlingskauz wurde bislang als Unterart von *Glaucidium minutissimum* betrachtet. HOWELL & ROBBINS (1995) billigen ihm jedoch Artstatus zu, weil sein Gesang deutlich von dem von *G. griseiceps* abweicht: die Einzellaute in den kurzen Strophen sind deutlich kürzer als bei *griseiceps* und *sanchezi*. Außerdem ist die Lautfolge schneller (etwa 3 Laute in der Sekunde). Bei den beiden anderen Arten sind die Einzellaute gedehnter und in der Sekunde werden nur zwei Laute geäußert.

Glaucidium palmarum ist im Westen von Mexico von Sonora bis Oaxaca verbreitet, wo er Kiefern-Eichen-Wälder bis in etwa 1500 m Höhe bewohnt. Er ähnelt *G. griseiceps*, ist aber deutlich heller (Näheres bei HOWELL & ROBBINS 1995). Das sicherste Unterscheidungsmerkmal gegenüber anderen Arten aus dem mexikanisch-mittelamerikanischen Raum ist sein Gesang. Dabei müssen wir uns auf die Angaben von HOWELL & ROBBINS (1995) stützen, weil uns kein Tonmaterial vorliegt.

3.1.8. *Glaucidium sanchezi* Lowery & Newman 1949

(Tamaulipas-Sperlingskauz, Tamaulipas Pygmy Owl, Mochuelo de Tamaulipas)

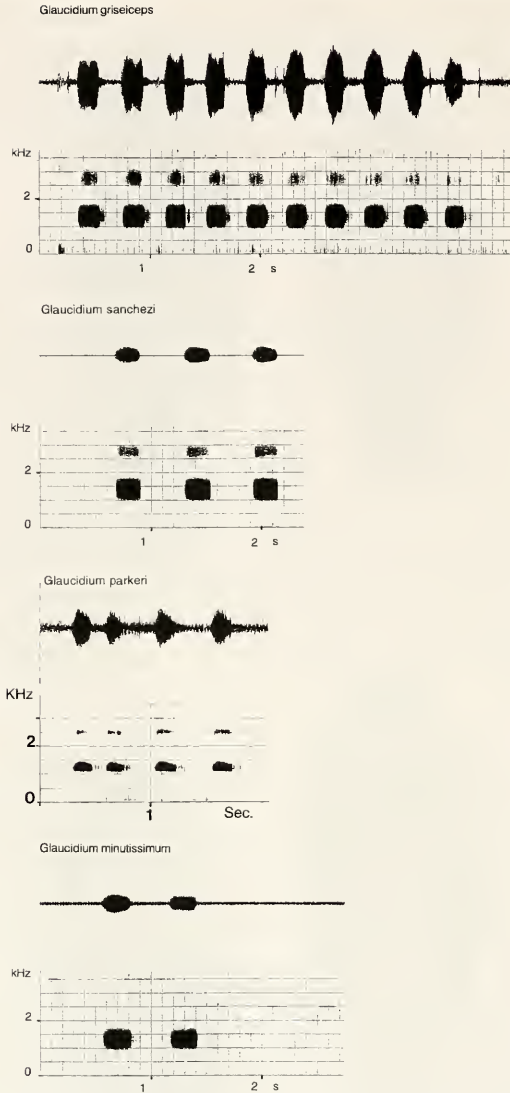
Glaucidium sanchezi wurde bisher als Subspezies von *Glaucidium minutissimum* betrachtet. Nach Untersuchungen von HOWELL & ROBBINS (1995) steht ihm jedoch Artstatus zu. Aufgrund eigener bioakustischer Erfahrungen können wir dies unterstützen. Im Gefieder liegen geringe Unterschiede zu den beiden vorigen Arten vor. *G. sanchezi* ist jedoch normalerweise dunkler als *palmarum* und hat einen weniger gefleckten Oberkopf. Er ist im nordwestlichen Mexico (Tamaulipas, San Luis Potosí) in Bergwäldern verbreitet, wo er noch in über 1500 m Höhe vorkommt.

Sein Gesang besteht aus meist 2–3 gedehnten Einzellaute, die nach einer Pause wiederholt werden (Abb. 14b). Dadurch ähneln seine gesanglichen Äußerungen denen von *Glaucidium minutissimum* sehr (HARDY et alii 1989). Kein Wunder, daß man bei einer solchen stimmlichen und äußerlichen Ähnlichkeit bisher an eine Unterart von *minutissimum* dachte.

3.1.9. *Glaucidium parkeri* Robbins & Howell 1995

(Zamora-Sperlingskauz, Subtropical Pygmy Owl, Mochuelo de Zamora-Chinchipec)

Der Zamora-Sperlingskauz wurde von ROBBINS & HOWELL 1995 neu beschrieben. Er lebt in Bergwäldern der Ost-Anden von Ecuador und Peru, lokal bis nach N-Bolivien, in Höhen zwischen 1450 und 1975 m. Im Norden seines Verbreitungsgebietes könnte er lokal neben *Glaucidium jardinii* vorkommen, der meist jedoch größere Höhen bevorzugt. In Peru und Nordbolivien wäre ein Zusammentreffen mit *Glaucidium bolivianum* denkbar. Von beiden unterscheidet er sich durch die Stimme.



- Abb. 14a. Gesangsstrophe von *Glaucidium griseiceps* (oben) aus Panama. Aufnahme: R. BROWN (BLOWS). – Song-strophe of *Glaucidium griseiceps* from Panama.
- Abb. 14b. Gesangsstrophe von *G. sanchezi* aus San Luis Potosí, Mexico. Aufnahme: BBC (ARA-Records). – Song-strophe of *G. sanchezi* from San Luis Potosí, Mexico.
- Abb. 15. Gesangsstrophe von *G. parkeri* aus der Serranía Bellavista, La Paz, Nordbolivien. Aufnahme: T. PARKER (CORNELL-Nr. 33747). – Song-strophe of *G. parkeri* from Serranía Bellavista, La Paz, N-Bolivia.
- Abb. 16. Gesangsstrophe von *G. minutissimum* (unten) aus São Paulo, Brasilien. Aufnahme: J. VIELLIARD (ARA-Records). – Song-strophe of *G. minutissimum* (below) from São Paulo, Brazil.

Äußerlich den vorgenannten Arten aus Mexico und Mittelamerika ähnlich, ist er jedoch allgemein wesentlich dunkler. Der Oberkopf weist eine relativ dichte, weiße Punktierung auf. Ebenso sind die Schulterflecken und Flügelbänderungen weiß, nicht ockerfarben getönt, wie bei den vorgenannten Arten (nach ROBBINS & HOWELL 1995). Wir haben bis jetzt noch kein Exemplar dieser neubeschriebenen Art gesehen.

ROBBINS & HOWELL beschreiben den Gesang als eine kurze Strophe (meist 2–4 Einzellaute in einer Folge), die nach einer Pause wiederholt wird. Dabei sei typisch, daß der zeitliche Abstand zwischen den Einzellauten gegen Ende langsamer wird, so daß die Strophe einen „zögernden“ Charakter hat: „wü-wü--wü“ oder „wü-wü--wü---wü“.

Wir haben insgesamt drei Tonaufnahmen, eine von M. ROBBINS aus der Cordillera de Cutucú (Morona Santiago, Ecuador, CORNELL-Nr. 41504) und zwei, die T. PARKER 1979 und 1983 in Nordbolivien machte (CORNELL-Nr. 13885 und



Abb. 17. Linker Flügel von *Glaucidium minutissimum* (links) aus Ostbrasilien. Die Handschwingen überragen die Armschwingen beträchtlich. Skizze: M. GRABERT. – Left wing of *Glaucidium minutissimum* (left) from eastern Brazil. The primaries reach far beyond the secondaries.

Abb. 18. Linker Flügel von *G. hardyi* (rechts) vom Ucayali, Peru. Die Handschwingen überragen die Armschwingen kaum. Skizze: M. GRABERT. – Left wing of *G. hardyi* (right) from Ucayali, Peru.

33747) (Abb. 15). Bei diesen variiert die Zahl der Einzellaute in einer Strophe zwischen 2 und 6.

3.1.10. *Glaucidium minutissimum* (Wied 1830)

(Zwerg-Sperlingskauz, Least Pygmy Owl, Caburé Enano, portugiesisch: Caburé-miudinho)

Der wirkliche *Glaucidium minutissimum* kommt nur im östlichen Brasilien, südwärts bis etwa zum Staat Santa Catarina vor. Möglicherweise dringt er lokal auch bis in die argentinische Provinz Misiones sowie ins östliche Paraguay vor. Von den mittelamerikanischen Arten ist er weiträumig isoliert. Er ist eine Vogel tropisch/subtropischer Wälder mit dichtem Unterwuchs (SICK 1985; VIELLIARD 1989), wo er bis etwa 1000 m über NN angetroffen werden kann.

Sein Gesang besteht aus charakteristischen, in bestimmten Abständen wiederholten, etwas gedehnten Doppelpfeifen, die einen melancholischen Klangcharakter haben (Abb. 16). Die in verschiedenen Bestimmungsbüchern sonst noch erwähnten Lautäußerungen beziehen sich im allgemeinen auf *Glaucidium hardyi*, welchen man bis vor wenigen Jahren für *G. minutissimum* hielt, mit dem er aber nicht näher verwandt zu sein scheint.

Wie beim Vergleich von Bälgen zu sehen, sind sich *G. hardyi*, *G. griseiceps*, *G. palmarum*, *G. sanchezi*, *G. parkeri* und *G. minutissimum* im äußeren Erschei-



Abb. 19. *Glaucidium hardyi* (links) vom Ucayali, Peru (ZMK, Bonn) und *G. minutissimum* (rechts) aus Ostbrasilien (SMNS, Stuttgart). Foto: SMNS (H. LUMPE). – *Glaucidium hardyi* (left) from Ucayali, Peru (ZMK, Bonn) and *G. minutissimum* (right) from Eastern Brazil (SMNS, Stuttgart).

nungsbild zum Verwechseln ähnlich. Alle haben beispielsweise einen ungefleckten Rücken, was aber auch bei weiteren Arten (zum Beispiel *Glaucidium brasilianum*) vorkommen kann. *G. hardyi* hat jedoch normalerweise einen kleineren Handflügelindex (abgerundetere Flügel) (KIPP 1959) und einen kräftiger gezeichneten Oberkopf, der sowohl Punkte, als auch manchmal feine Schaftstriche aufweist (Abb. 17–19).

Bei *G. griseiceps* scheint die Schwanzzeichnung stärker zu variieren als bei *hardyi* und *minutissimum*. Die 3 anderen Arten unterscheiden sich vor allem durch unterschiedliche Lautäußerungen (ROBBINS & HOWELL 1995).

Deutlich unterschiedliche Farbmorphen sind bei allen sechs Arten bis jetzt noch nicht bekannt. Dafür gibt es von *minutissimum* Stücke mit unterschiedlichem Handflügelindex. Während Exemplare aus dem brasilianischen Staat São Paulo einen relativ kleinen Handflügelindex haben, also ziemlich rundflügelig sind, hatten wir andere Museumsbälge mit dem Herkunftsnachweis „Brasilien“ in der Hand, welche ausgesprochen spitzflügelig waren. Ob es sich hier um Polymorphie handelt, oder ob dies auf mögliche, taxonomische Unterschiede hinweist, muß künftig untersucht werden.

3.1.11. *Glaucidium brasilianum* (Gmelin 1788)

(Brasil-Sperlingskauz, Ferruginous Pygmy Owl, Caburé Común,
portugiesisch: Caburé do Sol)

Diese äußerst polymorphe Art (KÖNIG 1991) ist vermutlich von Texas über Mexico und Mittelamerika südwärts bis ins zentrale Argentinien verbreitet. Dabei muß noch überprüft werden, ob die Vögel aus Texas, Mexico und Mittelamerika wirklich zur gleichen Art gehören. Manches spricht dafür, daß diese Käuze zu einer selbständigen Art gehören: *Glaucidium ridgwayi*. Die Folge der Einzellaute im Gesang ist langsamer (etwa 2 in der Sekunde) und die Schwanzfedern sind fast immer eng quergebändert (sehr ähnlich *G. nanum*!).

Offensichtlich wärmeliebend, fehlt *Glaucidium brasilianum* in höheren Lagen der Anden (Bergwälder). Außerdem gibt es ihn nicht im westlichen Ecuador, in Westperu und Chile sowie in Patagonien. *G. brasilianum* wird dort durch andere Arten ersetzt.

Glaucidium brasilianum bewohnt subtropische und tropische Wälder mit Lichungen sowie aufgelockerte Trockenwaldgebiete und mancherorts (zum Beispiel in der argentinischen Provinz Salta) Dornbusch mit großen Kakteen. Im Gebirge kommt er nur lokal über 1500 m vor und meidet dort Berg- und Nebelwälder.

Der Gesang besteht aus langen Tonketten, in denen kurze Einzellaute „staccato“ aneinandergereiht werden. Die Lautfolge ist regelmäßig und beträgt etwa 3 Töne in der Sekunde (Abb. 20a-d). Außerdem ist ein „Tschirpen“ typisch, das bei Aufregung geäußert wird (Abb. 21a, b).

Glaucidium brasilianum kommt nicht nur in verschiedenen Farbmorphen und unterschiedlichen Zeichnungsmustern vor, sondern weist auch enorme Größenunterschiede auf. So gibt es in Zentralargentinien (Córdoba) sowie in Ostbrasilien (Espírito Santo) ausgesprochen große Käuze, während solche aus Nordargentinien (Salta, Jujuy) auffallend klein sind. Letztere werden als *Glaucidium brasilianum tucumanum* bezeichnet. Sie bewohnen trockenen Dornbusch und lockeren „monte chaqueño“. Bei dieser Form scheint eine rotbraune Morphe äußerst selten zu sein; jedenfalls sahen wir bisher nur Exemplare mit graubrauner Grundfärbung und stets weißer Schwanzzeichnung.

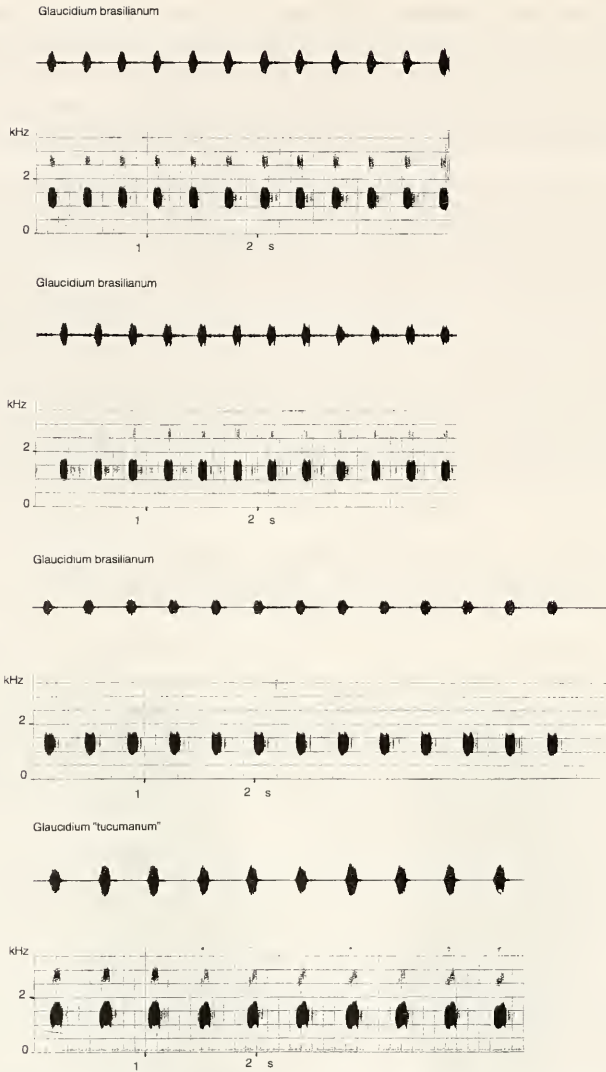


Abb. 20. Ausschnitte aus Gesangsstrophen von *Glaucidium brasilianum* (a-c) (von oben) und *G. „tucumanum“* (d). Alle Aufnahmen: C. KÖNIG. — Parts of song-strophes of *Glaucidium brasilianum* (a-c) (from above) and *G. „tucumanum“* (d). — a) Rote Morphe von *G. brasilianum* aus Misiones, Argentinien. — Red morph of *G. brasilianum* from Misiones, Argentina. — b) Braune Morphe von *G. brasilianum* aus Misiones, Argentinien. — Brown morph of *G. brasilianum* from Misiones, Argentina. — c) Braune Morphe einer großen Form (*stranecki*) von *G. brasilianum* aus der Calamuchita, Córdoba, Argentinien. — Brown morph of a large form of *G. brasilianum* (*stranecki*) from Calamuchita, Córdoba, Argentina. — d) Graue Morphe des auffallend kleinen *G. „tucumanum“* aus der Umgebung (trockener Dornbusch) von Salta, Argentinien. — Grey morph of the small taxon *G. „tucumanum“* from near Salta, Argentina (dry, thorny bush).

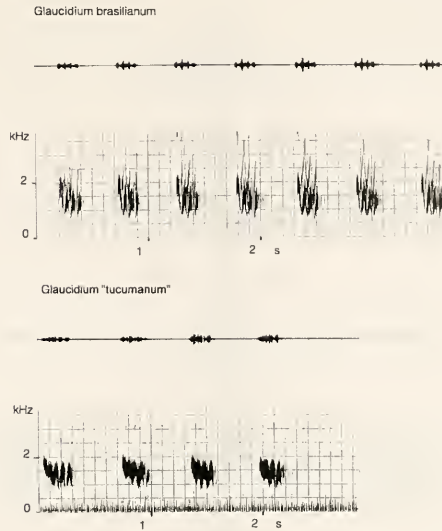


Abb. 21. „Tschirrupen“ von *Glaucidium brasilianum* (a, oben) und *G. „tucumanum“* (b): a) Aus der Sierra de Misiones, Argentinien; b) aus dem Dornbusch bei Salta, Argentinien. Beide Aufnahmen. C. KÖNIG. – „Chirrup“ of *Glaucidium brasilianum* (a, above) and *G. „tucumanum“* (b): a) from the Sierra de Misiones, Argentina; b) from the thorny bush near Salta, Argentina.

Es dürfte anzunehmen sein, daß die genannten Unterschiede auf verschiedene Subspezies hinweisen [beispielsweise *G. brasilianum stranecki* aus Zentralargentinien (KÖNIG & WINK 1995)], wenn nicht gar noch mit einer weiteren, bisher unerkannten Art gerechnet werden muß: *Glaucidium tucumanum*. Diese Form wurde von CHAPMAN (1922) als Unterart von *G. brasilianum* beschrieben. Stimmlich konnten bis jetzt allerdings noch keine besonders auffallenden Unterschiede festgestellt werden. Die Folge der Einzellaute im Gesang ist bei *tucumanum* lediglich etwas langsamer und das „Tschirrupen“ klingt weicher (Abb. 20d, und 21b). In der Körpergröße sowie in den Habitatanprüchen unterscheidet sich diese Form jedoch deutlich von typischen *brasilianum*-Formen [z. B. aus Misiones (*G. b. brasilianum*) oder aus dem Amazonasgebiet (*G. b. ucayalae*)], so daß tatsächlich an eine selbständige Art gedacht werden kann. Möglicherweise würde dann auch die kleine Form aus dem westlichen Gran Chaco (*Glaucidium brasilianum pallens*) als Subspezies (mit grauen, braunen und roten Morphen) zu *tucumanum* gehören. Auf alle Fälle bedarf diese Problematik dringend einer Klärung.

Vermutlich stellt *Glaucidium brasilianum* eine Superspezies dar, in der nahe verwandte Arten als Allo- (zum Beispiel *ridgwayi* und *nanum*), und Paraspezies (*brasilianum* und *peruanum*) vertreten sind. Gelegentlich mag es auch lokal zu Hybridisierungen unter diesen kommen.

3.1.12. *Glaucidium peruanum* König 1991 (Peru-Sperlingskauz, Peruvian Pygmy Owl, Mochuelo Peruano)

Diese bisher als *Glaucidium brasilianum brasilianum*, teilweise auch als *G. jardinii* angesehene Art, kommt in Westecuador, Westperu und vermutlich auch im nord-westlichsten Chile vor (ARAYA & MILLIE H. 1986), wo sie bisher als *G. brasilianum*

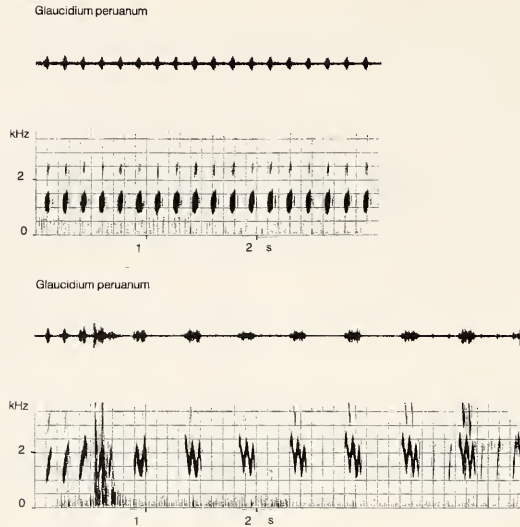


Abb. 22. Ausschnitt aus Gesangsstrophe von *Glaucidium peruanum* (oben) aus Guayas, Ecuador. Aufnahme: N. KRABBE. – Part of a song-strophe of *Glaucidium peruanum* (above) from Guayas, Ecuador.

Abb. 23. 3 Laute vom Ende einer Gesangsstrophe und nachfolgend „Tschirrupen“ von *G. peruanum* aus Loja, Ecuador. Aufnahme: N. KRABBE. – 3 final notes of a song-strophe and following „chirrup“ of *G. peruanum* from Loja, Ecuador.

angesehen wurde. Sie bewohnt semiarides Buschland und mehr oder weniger trockene, aufgelockerte Wälder von Meereshöhe bis zu etwa 3500 m (KÖNIG 1991). Der Gesang ist eine rasche Folge (etwa 6–7 Laute in der Sekunde) von „staccato“ geäußerten, „hochgezogenen“ Einzellaute (Abb. 22), der sich deutlich von dem des *G. brasilianum* unterscheidet, dessen Verbreitungsgebiet sich möglicherweise im nordwestlichen Ecuador mit dem von *G. peruanum* überlappen könnte. Das „Tschirrupen“ ist ähnlich, aber kürzer und härter (Abb. 23).

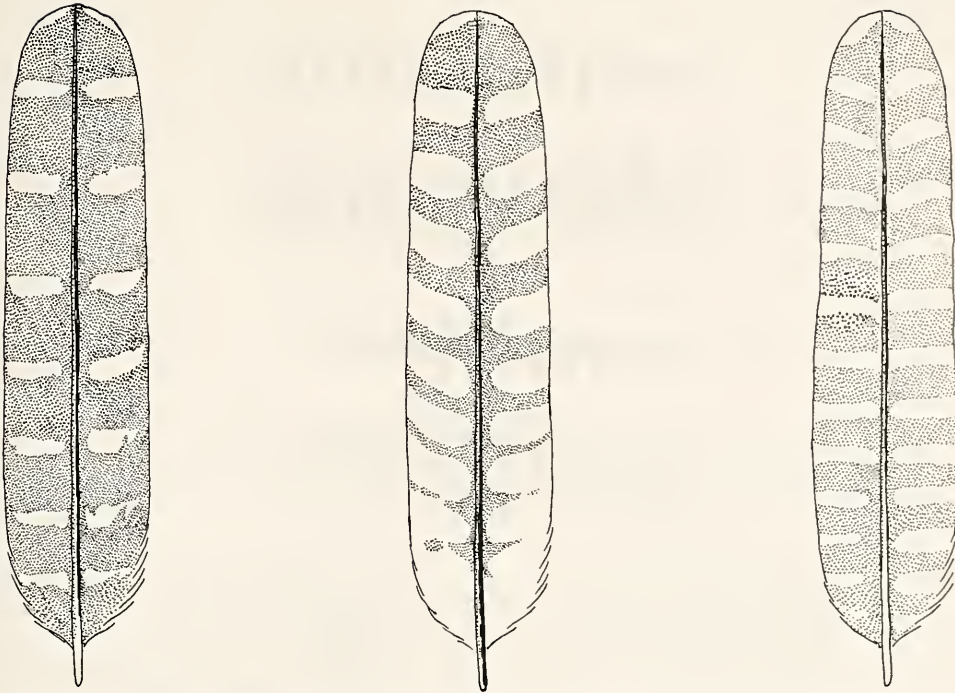
In Färbung und Zeichnungsmuster ähnelt *G. peruanum* den Arten *G. brasilianum* und *G. bolivianum* sehr (KÖNIG 1991). Wie letzterer, hat er eine schmale, ockerfarbene Zone unter dem „Occipitalgesicht“, die *G. brasilianum* fehlt. *G. peruanum* kommt in einer grauen, roten und braunen Morphe vor, wobei die Schwanzzeichnung in Färbung und Muster sehr variiert (Abb. 24a, b). Der Oberkopf kann – wie bei *G. brasilianum* – mit hellen Schaftstrichen oder rundlichen Flecken und Punkten gezeichnet sein. Die Kopfzeichnung der amerikanischen Sperlingskäuze ist deshalb – entgegen einer weitverbreiteten Meinung – als Bestimmungsmerkmal ungeeignet!

Glaucidium peruanum ist vermutlich als Paraspezies zu *G. brasilianum* anzusehen. Sie dürfte relativ jung und nahe mit *brasilianum* verwandt sein. Dennoch scheint sich der artliche Isolationsprozeß schon vollzogen zu haben, worauf unter anderem der sehr unterschiedliche Gesang schließen läßt.

3.1.13. *Glaucidium nanum* (King 1827)

(Patagonien-Sperlingskauz, Austral Pygmy Owl, Caburé Patagónico oder Chuncho)

Im Vergleich zu *G. brasilianum* weist *Glaucidium nanum* eine relativ geringe Polymorphie auf (KÖNIG 1987). Während es bei *brasilianum* Exemplare mit



- Abb. 24. Mittlere Schwanzfedern von *Glaucidium peruanum*. (a, links) Graue Morphe aus Lima, Peru (helle Zeichnungen = weiß, dunkle = schwärzlich graubraun). Skizze: M. GRABERT. (b, mitte) Rote Morphe vom westlichen Andenhang, Peru (helle Zeichnungen = rostfarben, dunkle = düster rotbraun). Skizze: M. GRABERT. – Central tail-feathers of *Glaucidium peruanum*. (a, left) Gray morph from Lima, Peru (light markings = white, dark = blackish grey-brown). (b, middle) Red morph from western slope of the Andes, Peru (light markings = pale buffy-reddish, dark = dark reddish-brown).
- Abb. 25. Mittlere Schwanzfeder von *G. nanum* (rechts) aus Südchile (helle Zeichnungen = blaß rostbraun, dunkle = düster braun). Skizze: M. GRABERT. – Central tail-feather of *G. nanum* (right) from southern Chile (light = pale reddish-brown, dark = dark brown).

schwarzbraun und weiß quergebänderten oder -gefleckten, einfarbig rotbraunen sowie in verschiedensten Farbtönen heller und dunkler braun quergebänderten Schwanzfedern gibt, sind diese bei *G. nanum* fast immer eng dunkelbraun und rötlichbraun quergestreift (Abb. 25).

Das Verbreitungsgebiet von *Glaucidium nanum* ist Patagonien und Feuerland. Es reicht auf der pazifischen Seite nordwärts bis zur Atacama-Wüste, auf der atlantischen bis zu der diagonal durch Südamerika verlaufenden Trockenzone in den argentinischen Provinzen Neuquén und Río Negro. *Glaucidium nanum* bewohnt vor allem die Zone der *Nothofagus*-Wälder, wo er aufgelockerte Bestände bevorzugt (JOHNSON & GOODALL 1967). Die Art ist vermutlich Teilzieher und die Vögel von Feuerland und Südpatagonien ziehen wahrscheinlich im Winter nordwärts, während die Käuze aus Río Negro anscheinend Jahresvögel sind. Die Angabe, Exemplare von *G. nanum* würden im Winter bis Córdoba und Tucumán (OLROG 1979; NAROSKY & YZURIETA 1987) wandern, muß überprüft werden. Dabei wäre zu klären, ob es sich

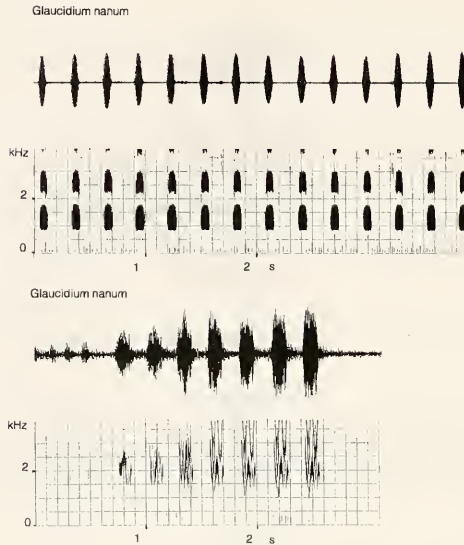


Abb. 26. Ausschnitt aus Gesangsstrophe von *Glaucidium nanum* (oben) aus Santa Cruz, Südargentinien. Aufnahme: C. KÖNIG. – Part of a song-strophe of *Glaucidium nanum* (above) from Santa Cruz, Argentina.

Abb. 27. Normale Folge vom „Tschirrupen“ von *G. nanum* aus Santa Cruz, Südargentinien. Aufnahme: C. KÖNIG. – Sequence of „chirrup“ of *G. nanum* from Santa Cruz, South Argentina.

bei den dort festgestellten Stücken nicht möglicherweise um „große“ *brasilianum* (*Glaucidium brasilianum stranecki*) gehandelt hat.

Der Gesang von *Glaucidium nanum* ähnelt dem von *G. brasilianum* sehr, die Lautfolge ist jedoch meist etwas rascher. Die Einzeltöne klingen härter angeschlagen, wodurch der Gesang noch stärker „staccato“ wirkt (Abb. 26). Das übrige Lautinventar unterscheidet sich jedoch deutlich von dem von *G. brasilianum*. So klingt beispielsweise das „Tschirrupen“ rauher und wird zu einer relativ schnellen Folge gereiht (Abb. 27). Beim „Zeigen“ der Bruthöhle äußert das Männchen von *nanum* ein auf- und abschwellendes „Gurren“, während *brasilianum* in der gleichen Situation ein durchdringendes, grillenartiges Zirpen hören läßt (Abb. 28–29). Hoch „gickernde“, relativ leise Laute der Weibchen beider Arten haben offensichtlich eine Bettelfunktion und dienen wohl auch der Standortsanzeige. Sie sind sehr ähnlich; dennoch sieht man im Sonagramm Unterschiede (Abb. 30a, b). *Glaucidium nanum* ist wohl als Allospesies zu *G. brasilianum* innerhalb der Superspezies *Glaucidium brasilianum* anzusehen.

3.1.14. *Glaucidium siju* (D'Orbigny 1839) (Cuba-Sperlingskauz, Cuban Pygmy Owl, Sijú)

Das Vorkommen des Cuba-Sperlingskauzes ist auf Cuba und die Insel Pines beschränkt. Er ist dort in buschreichem Gelände und aufgelockerten Wäldern nicht selten. Sein Gesang besteht aus monotonen Pfeiftonreihen, die etwas an den Gesang von *Glaucidium californicum* erinnern, aber mehr die Klangfärbung von *G. gnoma*

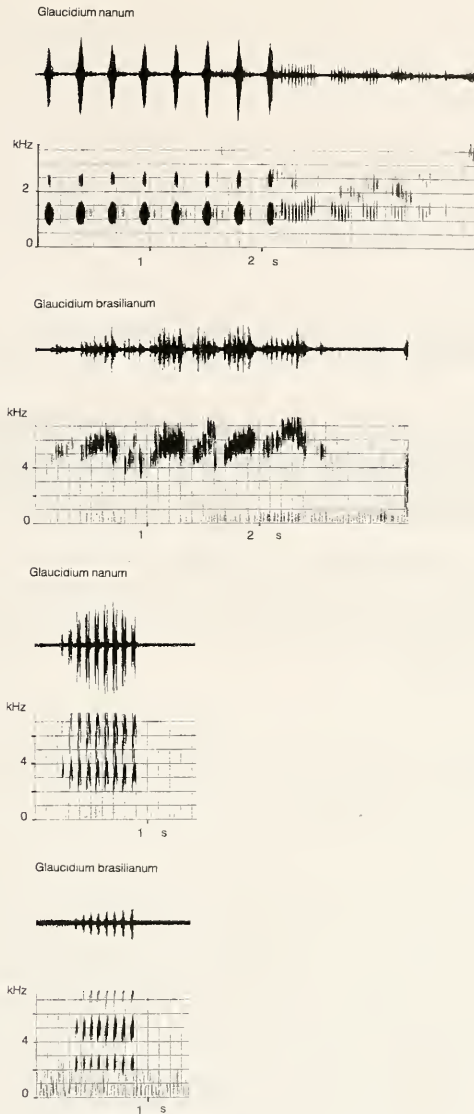


Abb. 28. „Höhlezeigen“ von *Glaucidium nanum* (oben): Das Männchen singt aus dem Flugloch und zieht sich dann mit einem „Gurren“ in die Höhle zurück. Aufnahme: C. KÖNIG. – Demonstration of a potential nest-hole by *Glaucidium nanum* (above): The male sings from the entrance and retires into the hole, uttering a series of purring sounds.

Abb. 29. „Höhlezeigen“ von *G. brasilianum*: Das Männchen läßt aus dem Flugloch ein durchdringendes, grillenartiges Zirpen hören. Aufnahme: C. KÖNIG. – Demonstration of a potential nest-hole by *G. brasilianum*: The male utters series of high-pitched, cricket-like sounds from the entrance or from inside the hole.

Abb. 30. „Gickern“ (Bettellaute) von weiblichen: a) *G. nanum* aus Santa Cruz, Südargentinien; b, unten) *G. brasilianum stranecki* aus Río Cuarto, Córdoba, Argentinien. Beide Aufnahmen: C. KÖNIG. – „Twittering“ (calls for food) of female: a) *G. nanum* from Santa Cruz, South Argentina; b, below) *G. brasilianum* from Río Cuarto, Córdoba, Argentina.

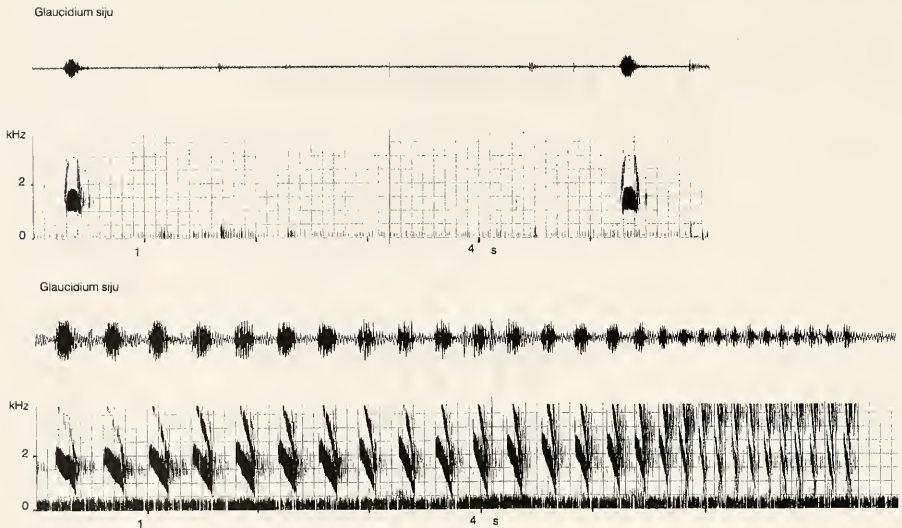


Abb. 31. Ausschnitt aus dem Gesang von *Glaucidium siju* (oben) von Cuba. Aufnahme: D. WALLSCHLÄGER. – Part of song of *Glaucidium siju* from Cuba.

Abb. 32. Ansteigende Rufreihe, die sich bis zu einem Zwitschern steigert, von *G. siju* von Cuba. Aufnahme: D. WALLSCHLÄGER. – Ascending sequence of twittering notes of *G. siju* from Cuba.

haben (Abb. 31). Außerdem hört man von ihm nicht selten ein ansteigendes Zwitschern (Abb. 32).

Er ist zweifellos eine eigenständige Art.

3.2. Ergebnisse der molekularbiologischen Untersuchungen

Von den meisten der unter 3.1. aufgelisteten Arten sowie von den Altweltarten *G. passerinum* und *G. perlatum* (Tab. 1) konnten jeweils mehrere Blut- oder Muskelproben molekularbiologisch untersucht werden. Lediglich von *Glaucidium siju* war bis jetzt überhaupt kein Material zu bekommen. Dasselbe gilt für die mexikanisch-mittelamerikanischen Arten *G. griseiceps*, *palmarum* und *sanchezi* sowie den ostandin *parkeri*. Außerdem haben wir bis heute keine sichere Probe von *G. jardini*. Zum Vergleich wurden die Sequenzen von *Athene noctua* und von Ohreulen der Gattung *Otus* (*O. scops* aus Europa, *O. kennicotti* aus Nordamerika und *O. atricapillus* aus Südamerika) mit in die phylogenetische Analyse eingeschlossen.

3.2.1. Sequenzdaten

Zunächst wurde ein über 1000 Basenpaare Teilstück des Cytochrom b-Gens von allen Arten mittels PCR amplifiziert. Da die Zahl der Basenaustausche zwischen den Taxa hoch ist, wurde aus Kostengründen nur ein 300 Basen langes Teilstück mit Primer B sequenziert (Abb. 33). Bei einer Reihe von Arten standen mehrere Individuen für die Auswertung zur Verfügung. Eine intraspezifische Variation (die auf unterschiedlichen Subspezies beruhen könnte) war entweder nicht vorhanden oder lag unter 1% Basensubstitution, während die Unterschiede zwischen Arten im allge-

[illegible]

Abb. 33. Nukleotidsequenzen (nur variable Positionen) des Cytochrom b-Gens amerikanischer Sperrlingskäuze. – Nucleotide sequences (only variable positions) of the Cytochrome b gene of American Pygmy Owls. – *Zeichenerklärung*: ... = Basen identisch mit denjenigen von *Gallus gallus*; ?? = Basen konnten nicht bestimmt werden; Darstellung als H-Strang; – *Explications*: ... = Bases identical with *Gallus gallus*; ?? = bases could not be determined; displayed as H-strand.

gallus; ?? = bases could not be determined; displayed as H-strand.

Tab. 3. Distanzmatrix: Paarweiser Vergleich der Basenaustausche zwischen zwei Taxa. Oberhalb Basenaustausche. – Distance-matrix: Comparison by pairs of the nucleotide substitutions gonal: absolute number of nucleotide substitutions.

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
1 <i>Athene noctua</i>	—	0.130	0.168	0.137	0.137	0.128	0.150	0.144	0.144	0.124	0.121	0.130
2 <i>G. perlatum</i>	34	—	0.092	0.076	0.076	0.066	0.110	0.087	0.087	0.065	0.071	0.082
3 <i>G. passerinum</i>	46	25	—	0.153	0.153	0.132	0.164	0.149	0.149	0.128	0.130	0.149
4 <i>G. hardyi</i> 1	38	21	44	—	0.000	0.063	0.105	0.092	0.092	0.076	0.073	0.051
5 <i>G. hardyi</i> 2	38	21	44	0	—	0.063	0.105	0.092	0.092	0.076	0.073	0.051
6 <i>G. „ridgwayi“ (?)</i>	35	18	38	18	18	—	0.070	0.045	0.045	0.028	0.035	0.045
7 <i>G. gnoma</i>	41	30	47	30	30	20	—	0.052	0.052	0.077	0.081	0.094
8 <i>G. californicum</i> 1	40	24	43	27	27	13	15	—	0.000	0.062	0.066	0.075
9 <i>G. californicum</i> 2	40	24	43	27	27	13	15	0	—	0.062	0.066	0.075
10 <i>G. peruanum</i> 1	34	18	37	22	22	8	22	18	18	—	0.014	0.058
11 <i>G. peruanum</i> 2	33	20	37	21	21	10	23	19	19	4	—	0.058
12 <i>G. bolivianum</i> 1	36	23	43	15	15	13	27	22	22	17	17	—
13 <i>G. bolivianum</i> 2	35	22	42	16	16	14	26	21	21	17	17	1
14 <i>G. bolivianum</i> 4	35	22	42	16	16	14	26	21	21	17	17	1
15 <i>G. „tucumanum“</i>	47	35	51	28	28	24	37	36	36	28	26	23
16 <i>G. brasilianum</i> 3	35	22	37	21	21	5	25	21	21	5	6	21
17 <i>G. brasilianum</i> 5	35	22	37	21	21	5	25	21	21	5	6	21
18 <i>G. brasilianum</i> 6	35	22	37	21	21	5	25	21	21	5	6	21
19 <i>G. brasilianum</i> 4	35	21	37	21	21	5	25	21	21	5	6	18
20 <i>G. brasilianum</i> S1	37	22	38	23	23	5	25	21	21	6	8	20
21 <i>G. brasilianum</i> S2	37	22	38	23	23	5	25	21	21	6	8	20
22 <i>G. brasilianum</i> S3	37	22	38	23	23	5	25	21	21	6	8	20
23 <i>G. nanum</i> S1	39	25	39	19	19	9	21	19	19	13	13	18
24 <i>G. nanum</i> S2	39	25	39	19	19	9	21	19	19	13	13	18
25 <i>G. minutissimum</i> (?)	45	30	44	33	33	24	36	29	29	28	31	29
26 <i>G. spec.</i>	36	21	35	25	25	11	20	14	14	16	16	21
27 <i>Otus scops</i>	56	42	53	48	48	39	49	48	48	39	43	45

meinen mehr als 2% Basenaustausche betragen. Nach dem derzeitigen Stand der Untersuchungen können aber bereits Basenunterschiede von mehr als 1,5% auf Artcharakter hinweisen. In Tab. 3 ist die absolute Anzahl sowie der prozentuale Anteil der Basenaustausche im paarweisen Vergleich der untersuchten Taxa dargestellt.

3.2.2. Basenzusammensetzung und Substitutionsmuster

Während in der 1. Position alle vier Basen mit nahezu gleicher Häufigkeit (23–26%) auftreten, erfolgt in der 3. Position eine auffällige Diskriminierung, in dem Thymin und Guanin stark unterrepräsentiert sind, während Cytosin weitaus häufiger auftritt als statistisch zu erwarten wäre (Tab. 4). Die 2. Position dagegen ist Guanin-arm und Thymin-reich. Vergleichbare Trends wurden für mitochondrielle Gene bei Vögeln und Säugern festgestellt (IRWIN et alii 1991; KOCHER et alii 1989; EDWARDS et alii 1991; KORNEGAY et alii 1993).

Betrachtet man die Mittelwerte und zugehörigen Standardabweichungen (Tab. 4), so liegt die Standardabweichung für die 2. Position am niedrigsten, da Variationen in dieser Position fast immer zu Änderungen der Aminosäuresequenz führen. Erwartungsgemäß ist die Standardabweichung der 3. Position (an der 3. Position können alle 4 Basen stehen, ohne daß sich die entsprechende Aminosäure ändert; der genetische Code wird deshalb als „degeneriert“ bezeichnet) am höchsten.

Innerhalb der DNA-Sequenzen des kompletten Datensatzes (Abb. 33) treten 125 variable Positionen auf (bezogen auf 300 Basenpaare = 41,7%). Davon sind 85 Posi-

der Diagonale: Angabe in % (1 = 100%); unterhalb der Diagonale: absolute Anzahl der
between two taxa. Above the diagonal display: indications in % (1 = 100%); below the dia-

13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27
0.126	0.126	0.170	0.126	0.126	0.126	0.126	0.134	0.134	0.134	0.141	0.141	0.163	0.130	0.202
0.079	0.079	0.124	0.078	0.078	0.078	0.076	0.078	0.078	0.078	0.089	0.089	0.109	0.075	0.149
0.146	0.146	0.177	0.128	0.128	0.128	0.128	0.132	0.132	0.132	0.135	0.135	0.153	0.122	0.184
0.055	0.055	0.096	0.072	0.072	0.072	0.072	0.079	0.079	0.079	0.065	0.065	0.113	0.086	0.164
0.055	0.055	0.096	0.072	0.072	0.072	0.072	0.079	0.079	0.079	0.065	0.065	0.113	0.086	0.164
0.049	0.049	0.084	0.017	0.017	0.017	0.017	0.017	0.017	0.017	0.031	0.031	0.084	0.038	0.136
0.091	0.091	0.129	0.087	0.087	0.087	0.087	0.087	0.087	0.087	0.073	0.073	0.126	0.070	0.171
0.072	0.072	0.123	0.072	0.072	0.072	0.072	0.072	0.072	0.072	0.065	0.065	0.100	0.048	0.164
0.072	0.072	0.123	0.072	0.072	0.072	0.072	0.072	0.072	0.072	0.065	0.065	0.100	0.048	0.164
0.059	0.059	0.096	0.017	0.017	0.017	0.017	0.021	0.021	0.021	0.045	0.045	0.098	0.055	0.134
0.059	0.059	0.089	0.021	0.021	0.021	0.021	0.027	0.027	0.027	0.045	0.045	0.108	0.055	0.148
0.003	0.003	0.077	0.071	0.071	0.071	0.061	0.067	0.067	0.067	0.061	0.061	0.100	0.071	0.152
—	0.000	0.075	0.068	0.068	0.068	0.065	0.065	0.065	0.065	0.058	0.058	0.103	0.065	0.153
0	—	0.075	0.068	0.068	0.068	0.065	0.065	0.065	0.065	0.058	0.058	0.103	0.065	0.153
22	22	—	0.087	0.087	0.087	0.085	0.087	0.087	0.087	0.090	0.090	0.141	0.107	0.180
20	20	26	—	0.000	0.000	0.000	0.010	0.010	0.010	0.040	0.040	0.103	0.064	0.154
20	20	26	0	—	0.000	0.000	0.010	0.010	0.010	0.040	0.040	0.103	0.064	0.154
20	20	26	0	0	—	0.000	0.010	0.010	0.010	0.040	0.040	0.103	0.064	0.154
19	19	25	0	0	0	—	0.007	0.007	0.007	0.038	0.038	0.103	0.058	0.147
19	19	26	3	3	3	2	—	0.000	0.000	0.037	0.037	0.103	0.064	0.150
19	19	26	3	3	3	2	0	—	0.000	0.037	0.037	0.103	0.064	0.150
19	19	26	3	3	3	2	0	0	—	0.037	0.037	0.103	0.064	0.150
17	17	27	12	12	12	11	11	11	11	—	0.000	0.107	0.064	0.150
17	17	27	12	12	12	11	11	11	11	0	—	0.107	0.064	0.150
30	30	41	30	30	30	30	30	30	30	31	31	—	0.083	0.141
19	19	32	19	19	19	17	19	19	19	19	19	24	—	0.151
45	45	54	46	46	46	43	45	45	45	45	45	41	45	—

tionen phylogenetisch informativ. Erwartungsgemäß treten die 70–80% der Variationen in der jeweils dritten Kodon-Position auf, die meist zu keinen Änderungen in der Aminosäuresequenz des Proteins führen. Solche Mutationen unterliegen nicht dem Selektionsdruck und werden als „neutral“ bezeichnet. Aber gerade deshalb sind sie für phylogenetische Vergleiche, die sich auf Zusammenhänge zwischen näher verwandten Taxa beziehen, so informativ. Bei weit entfernten Taxa kann es zu multiplen Mutationen in der 3. Position kommen, die zu Homoplasien führen.

Das Verhältnis von Transitionen (Austausch der Purinbasen A durch G oder der Pyrimidinbasen T durch C und vice versa) zu Transversionen (Austausch A zu T oder G zu C und umgekehrt) liegt bei $6,85 \pm 6,14$ ($x \pm s.d.$). Ein Überwiegen von Transitionen wird beim Cytochrom b-Gen regelmäßig beobachtet (KORNEGAY et alii 1993), wenn die Arten noch nicht allzu lange voneinander getrennt sind.

Tab. 4. Häufigkeit der 4 Nucleotidbasen in den einzelnen Kodonpositionen. — Frequency of the 4 nucleotid-bases in the singular codon-positions.

	1. Kondonposition				2. Kondonposition				3. Kondonposition			
	T1	A1	G1	C1	T2	A2	G2	C2	T3	A3	G3	C3
x	24.5	23.2	26.0	26.2	35.4	21.3	18.3	25.1	6.0	29.7	6.5	57.8
s.d.	1.18	1.36	1.10	1.19	0.57	0.18	0.18	0.58	2.32	2.63	2.12	2.91

Bootstrap

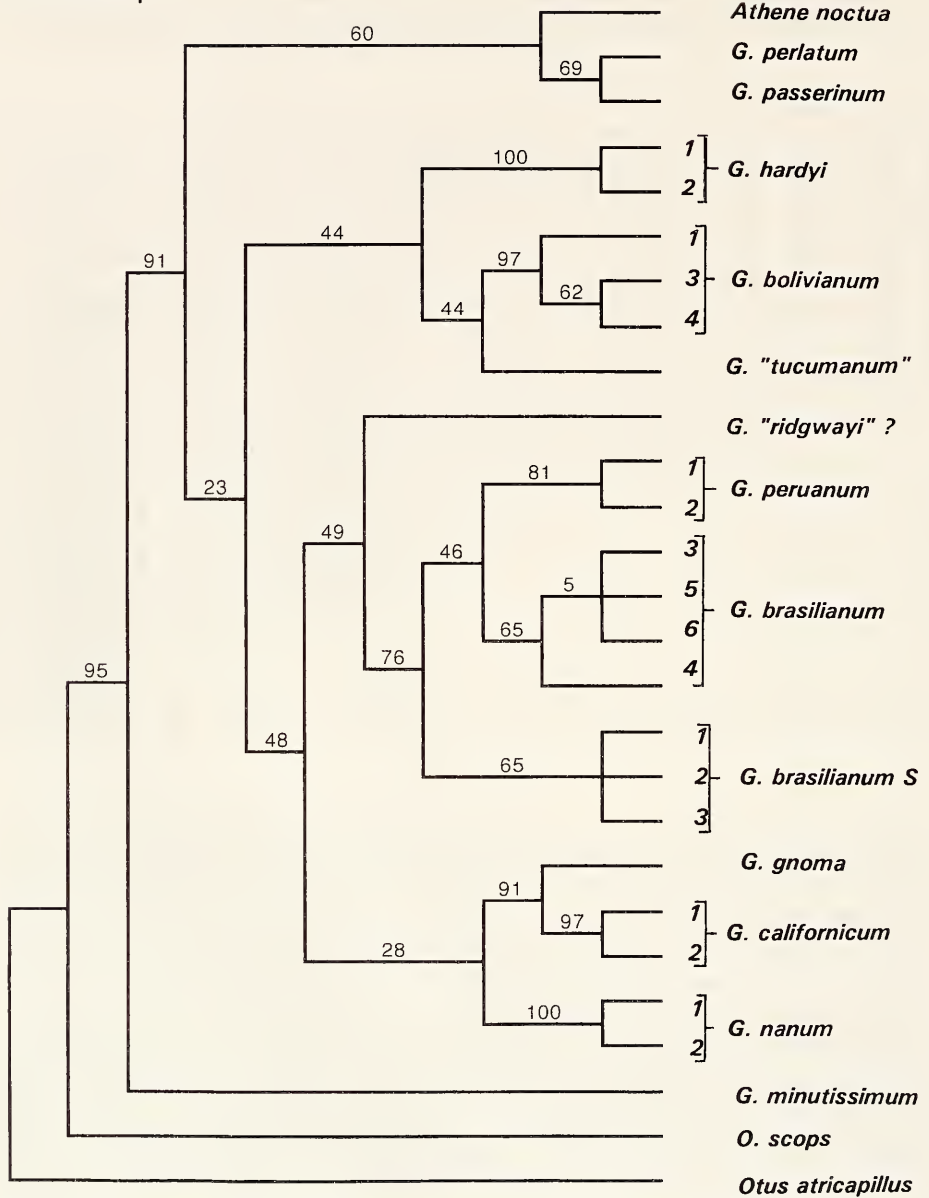


Abb. 34. Rekonstruktion der Phylogenie amerikanischer Sperlingskäuze mittels „Maximum Parsimony“. Darstellung als Kladogramm. Zahlen oberhalb der Verzweigungen geben die Bootstrapwerte an. Der Bootstrap-Konsensusbaum (150 Replikationen) 297 Schritte lang (maximale Länge 531, minimal 179 Schritte) (CI = 0,603, CI = 0,665). *Otus atricapillus* wurde als weit entfernte Außengruppe vorgegeben. – Reconstruction of the phylogeny of American Pygmy Owls by „Maximum Parsimony“. Display as a cladogram. Bootstrap-numbers above bifurcations. The bootstrap consensus-tree (150 replications) is 297 steps long (maximum 531, minimum 179 steps) (CI = 0.603, CI = 0.665). *Otus atricapillus* is used as an out-group taxon.

3.2.3. Stammbaum-Rekonstruktion

Über den Algorithmus „random trees“ in PAUP-Programm wurden 1000 Zufallsbäume erstellt. Ihre Verteilung ist nicht symmetrisch sondern linksschief. Der g1-Wert von -0.833 weist darauf hin, daß der Datensatz ein signifikantes ($p < 0,05$) phylogenetisches Signal enthält (HILLIS & HUELSENBECK 1992).

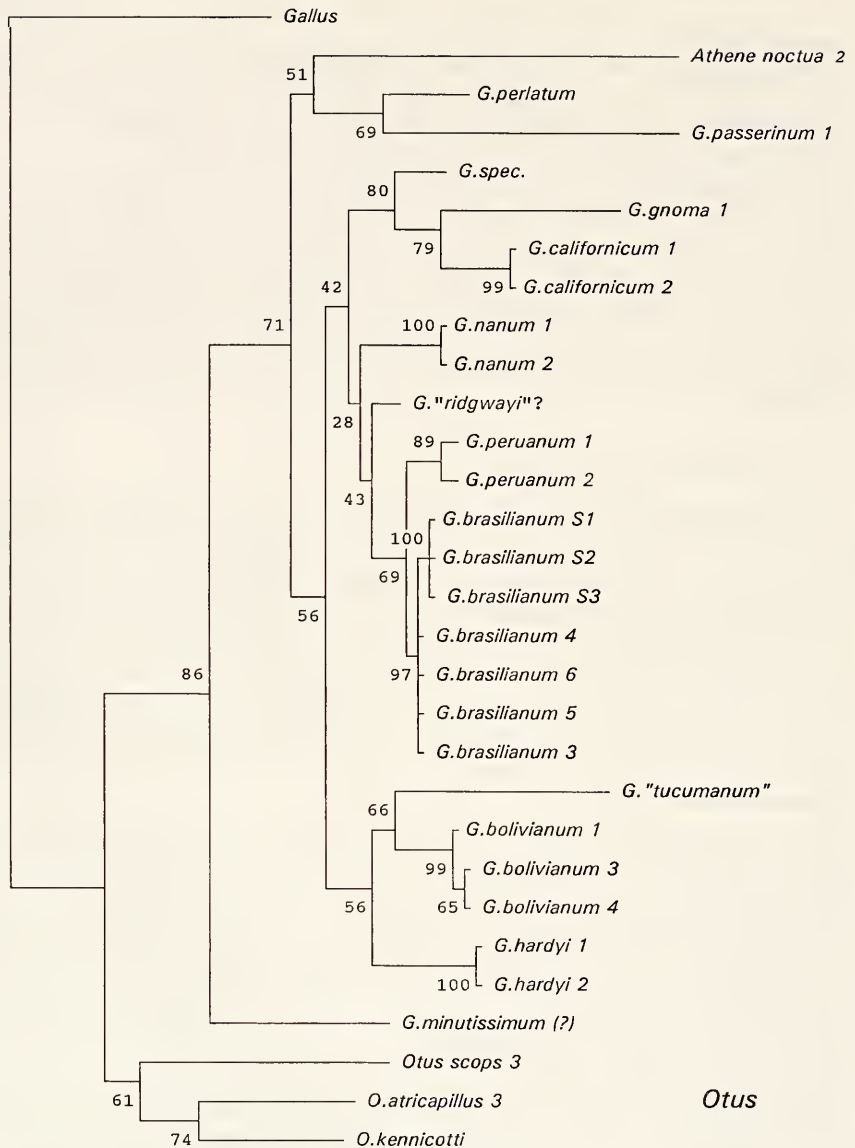
Die Sequenzdaten wurden über das Parsimonieverfahren und durch die Distanzmethode (Neighbour-Joining) ausgewertet. In Abb. 34 ist ein „Bootstrap-Konsensusbaum“ als Kladogramm dargestellt. Die Zahlen an den Ästen geben „Bootstrap“-Wahrscheinlichkeiten wieder, die zeigen, welche statistische Sicherheit den einzelnen Knoten zukommt. Abb. 35 zeigt dagegen ein Phylogramm, das über das Neighbour-Joining-Verfahren berechnet wurde. Aus den in Abb. 34 und 35 gezeigten Rekonstruktionen der *Glaucidium*-Phylogenie sind mehrere Verwandtschaftsgruppen klar ersichtlich:

3.2.3.1. *G. brasilianum*-Komplex

Von *G. brasilianum* standen 8 Tiere zur Auswertung zur Verfügung. Morphologisch konnten graue, braune und rote Gefiedermorphen mit sehr unterschiedlicher Schwanzzeichnung unterschieden werden. Auf molekularer Ebene hatten 4 Vögel einen einheitlichen Genotyp, von dem sich 3 Vögel aus Córdoba (Argentinien), die sich auch morphologisch differenzieren lassen, ziemlich deutlich (0,7–1% Unterschiede) unterscheiden. Dagegen läßt sich ein Vogel aus dem Amazonasgebiet (*Glaucidium brasilianum ucayalae*) molekularbiologisch nicht von Käuzen aus NO-Argentinien (Nominatform?) unterscheiden. Die zentralargentinischen Käuze dürften somit der schon relativ „weit entfernten“ Unterart *stranecki* (KÖNIG & WINK 1995) angehören (Abb. 34, 35).

Ein Sperlingskauz aus Salta in Nordargentinien, der bisher als kleine, graue Morphe von *G. brasilianum* angesprochen wurde (1922 von CHAPMAN als *G. brasilianum tucumanum* beschrieben), fällt aus dem Rahmen. Phylogenetisch clustert dieser Vogel anscheinend mit der *G. bolivianum*/*G. hardyi*-Gruppe. Die Basenunterschiede (8,7% zu *G. brasilianum*) sprechen eindeutig für Artstatus (als Species *G. tucumanum*), was auch auf Grund ökologischer und morphologischer Befunde schon angenommen wurde. Da jedoch kein weiteres Vergleichsmaterial aus dieser Region vorliegt, muß der Fall zunächst unter Vorbehalt betrachtet werden, vor allem im Hinblick auf seine Zuordnung zu einem Spezies-Komplex.

Die Sequenzen der beiden *G. peruanum*-Vögel waren identisch. *G. peruanum* trat in allen Stammbaumrekonstruktionen als Schwestergruppe zu *G. brasilianum* auf, die sich deshalb von einem gemeinsamen Vorfahren ableiten müssen. *G. peruanum* hat sicher Artstatus, worauf unter anderem der von *G. brasilianum* deutlich verschiedene Gesang hinweist. Da dieses Taxon jedoch offensichtlich relativ „jung“ ist, sind die Basenunterschiede zu *G. brasilianum* noch nicht besonders groß (um 2%). Man kann diese Verhältnisse mit jenen bei Schrei- (*Aquila pomarina*) und Schelladler (*Aquila clanga*) vergleichen (Basenunterschiede 1,8%, SEIBOLD 1994). Beide werden allgemein zwar als nahe verwandt, spezifisch aber dennoch als verschieden angesehen. Aufgrund der Sequenzunterschiede von durchschnittlich 2% zwischen *Glaucidium brasilianum* und *G. peruanum*, sollte eine Abtrennung vor weniger als 1 Million Jahre erfolgt sein. Nach SHIELDS & WILSON (1987) entsprechen 2% Basenaustausche im mitochondriellen Genom einer zeitlichen Trennung von maximal 1 Mil-



Scale: each - is approximately equal to the distance of 0.003162

Abb. 35. Rekonstruktion der Phylogenie amerikanischer Sperlingskäuze mittels „Neighbour-Joining“. Distanzalgorithmus: Kimura 2-Parameter Modell. Darstellung als Phylogramm. Die Länge der Äste ist proportional der Anzahl an Basenaustauschen. Die Werte an den Verzweigungen sind Bootstrap-Werte aus 300 Replikationen und geben statistische Anhaltspunkte für ihr Stabilität an. – Reconstruction of the phylogeny of American Pygmy Owls by „Neighbour-Joining“. Distance-algorithm: Kimura 2-parameter model. Illustration as a phylogram. The length of the branches is proportional to the number of nucleotide substitutions. The numbers at the bifurcations are bootstrap-numbers out of 300 replications, giving statistical measures for their stability.

lion Jahren. Aber die „Molekulare Uhr“ ist sicher vom Generationsstatus einer Art (schneller bei Arten, die mehrere Generationen/Jahr hervorbringen als bei Arten, die erst in späteren Lebensjahren fortpflanzungsfähig werden und nur wenige Nachkommen haben) und den untersuchten Genen abhängig. Verlässliche Daten sind nur zu erhalten, wenn Fossilfunde zur „Eichung“ zur Verfügung stehen. Da dies für *Glaucidium* nicht der Fall ist, können unsere zeitlichen Interpretationen nur unter Vorbehalt erfolgen.

Obwohl die Absicherung über Bootstrapwerte von 49 und 43% nur niedrig ist, wurde aufgrund der vorliegenden Gewebeprobe ein *Glaucidium* aus Mexico in allen Stammbaumrekonstruktionen zum *G. brasilianum*-Komplex gestellt (Abb. 34, 35). Es ist jedoch äußerst unsicher, von welcher Art diese Gewebeproben stammte, die uns das Museum of Zoology der Louisiana State University zur Verfügung gestellt hat. Wir nehmen an, es könnte sich nur um *Glaucidium ridgwayi* gehandelt haben, dessen Artstatus dadurch belegt wäre. Die Probe (LSUMZ 19252) war uns als von *Glaucidium minutissimum* stammend mit der Herkunft „Mexico“ benannt worden. Leider konnten wir bisher keinen Balg zu der untersuchten Probe sehen. Wir glauben jedoch nicht, daß die Probe von einem Vogel aus dem *griseiceps*-Komplex stammt, sondern sehr wahrscheinlich von *Glaucidium „ridgwayi“*.

Der molekulare Status von *griseiceps* kann leider noch nicht angegeben werden, weil uns von dieser Art DNA-Material fehlt. Wir vermuten, daß er mit den Taxa *palmarum* und *sanchezi* einen Komplex bildet, zu dem vielleicht noch *G. parkeri* gehört. Von all diesen Arten, inklusive *G. minutissimum*, wären Blut- oder Gewebeproben von größter Wichtigkeit, um den taxonomischen und systematischen Status dieser Formen eindeutig zu klären!

Von *G. nanum* standen uns 2 Tiere zur Verfügung, deren DNA-Sequenzen identisch sind. In der NJ-Analyse („Neighbour-Joining“) zweigt diese Art an der Basis des *G. brasilianum*-Komplexes ab, während sie im MP-Baum im *G. californicum*-Komplex zu liegen kommt. Da beide Abzweigungen durch einen sehr niedrigen Bootstrapwert charakterisiert sind, können diese Zuordnungen nicht als gesichert angesehen werden. Andererseits steht *G. nanum* den Taxa *G. ridgwayi* und *G. brasilianum* mit 3,1% und 3,7–4,0 Nukleotidsubstitutionen näher als jede andere *Glaucidium*-Art, so daß das Bild des NJ-Baums plausibler erscheint.

3.2.3.2. *G. californicum*-Komplex

Von *G. californicum* standen Blutproben von 2 Tieren zur Verfügung, die uns Herr ROLF KRAHE aus British Columbia, Kanada, zur Verfügung stellte. Die DNA-Sequenzen dieser beiden Vögel sind identisch. *G. gnoma* wurde bei allen Rekonstruktionen als sichere Schwesterart erkannt (Abb. 34, 35), die durch 5,2% Nukleotidsubstitutionen (= ca. 2,5 Millionen Divergenzzeit) getrennt ist. In diese Gruppe fällt auch *G. spec.* aus den westlichen Anden von Ecuador (Abb. 35). Leider konnte das betreffende Stück, von dem die Probe genommen wurde, nicht angesehen werden, da es sich nur um tiefgefrorenes Gewebematerial handelt, das uns das Museum of Zoology an der Louisiana State University, Baton Rouge, zur Verfügung gestellt hatte. Von dort war es als von *Glaucidium minutissimum* stammend bezeichnet worden. Aufgrund des Fundortes und des Lebensraumes schlossen wir, daß es sich eigentlich nur um *G. jardinii* handeln könne, weil *minutissimum* dort nicht vorkommt. Um *G. hardyi*, den man bisher als *G. minutissimum* ansah, handelt

es sich auch nicht, da diese Art anscheinend nur im Tiefland des Amazonasgebietes zu Hause ist. Möglicherweise stammt die Probe aber auch von einer bisher unbekannten Art, die man bisher für *G. jardi* gehalten hat. Die molekularen Verhältnisse sprechen auf alle Fälle für eine nähere Verwandtschaft mit *Glaucidium gnoma*. Es wäre dann vielleicht denkbar, daß zu dieser unbekannten Art jene Käuze gehören könnten, deren Gesänge aus regelmäßigen „Couplets“ bestehen (Abb. 6) und die vielleicht von Panama bis in die Westkordillere Kolumbiens verbreitet sind. Diese Art würde dann zum *californicum/gnoma*-Komplex gehören. Wir vermuten außerdem, daß molekularbiologische Studien sowohl den Artstatus von *Glaucidium hoskinsii*, als auch dessen Zugehörigkeit zu dem *californicum/gnoma*-Artenkreis bestätigen dürften.

3.2.3.3. *G. bolivianum*-/*hardyi*-Komplex

Für *G. bolivianum* standen Proben von drei Tieren zur Verfügung. Alle weisen nahezu gleiche Sequenzen (innerartliche Variation = 0,3%) auf. Die NJ- und MP-Bootstrapanalyse clustert *G. hardyi*, von dem 2 identische Sequenzen vorliegen, immer in diese Gruppe, jedoch immer mit relativ niedrigen Bootstrapwerten. Die unter *G. brasilianum* diskutierte Probe von *G. tucumanum*, fällt möglicherweise in den *G. bolivianum*-Komplex und repräsentiert vielleicht eine valide Art, *G. tucumanum* (siehe 3.2.3.1.); *G. bolivianum* und *G. tucumanum* stammen aus derselben geographischen Region (Provinz Salta, Argentinien).

3.2.3.4. *G. minutissimum*

HOWELL & ROBBINS (1995) ordnen *minutissimum*, *hardyi*, *palmarum*, *sanchezi*, *griseiceps* und *parkeri* alle dem *G. minutissimum*-Komplex zu. Wenn dies zutreffen sollte, so müßte man auch *bolivianum* dazurechnen, weil dieser mit *hardyi* sehr nahe verwandt ist. Wir haben – zumindest nach dem gegenwärtigen Wissensstand – Zweifel, daß *hardyi* und *bolivianum* in diese Gruppierung gehören. Nach dem vorliegenden Material könnte *G. minutissimum* möglicherweise in eine eigene Gruppierung fallen, die außerhalb der neu- und altweltlichen Sperlingskäuze liegt (Abb. 34–35). Dies erscheint uns aber wenig wahrscheinlich. Wegen der hohen genetischen Entfernung von *G. minutissimum* zu anderen Sperlingskäuzen Amerikas (Tab. 3) muß dieses Ergebnis mit Vorsicht gewertet werden. Es stand bisher nur ein getrocknetes Stück Muskulatur von einem als *G. minutissimum* indentifizierten Verkehrsoffer aus Ostbrasilien zur Verfügung, welches uns J. VIELLIARD zugesandt hatte. Die Sequenz von weiteren Tieren wäre hier für eine Absicherung unabdingbar.

3.2.3.5. Altweltliche Sperlingskäuze

Die altweltlichen Arten *G. passerinum* und *G. perlatus*, die sich an der Basis des *Glaucidium*-Baumes abzweigen, stehen den neuweltlichen Vertretern verwandtschaftlich nicht sehr nahe und bilden eine Nachbargruppe zu den Neuweltarten. Sie sind seit möglicherweise ca. 3–6 (*G. perlatus*) oder 6–8 (*G. passerinum*) Millionen Jahren von den Neuwelt-Sperlingskäuzen getrennt (WILSON et alii 1987). Mit Sicherheit kann jedoch eine enge Verwandtschaft zwischen *G. passerinum* und *G. californicum* ausgeschlossen werden. Vieles spricht dafür, daß die neuweltlichen Sperlingskäuze generisch von den altweltlichen sehr deutlich getrennt und somit einer neuen

Gattung zugeordnet werden müßten. Dasselbe gilt im Hinblick auf die Gattung *Otus*. Die Bootstrap-Darstellung (Abb. 34) deutet bereits darauf hin.

Der altweltliche Steinkauz (*Athene noctua*), der morphologisch einem großen Sperlingskauz ähnelt, clustert in den meisten Stammbaumrekonstruktionen mit den altweltlichen Sperlingskäuzen (13,0 bis 16,8% Sequenzunterschiede). Zweifellos steht die Gattung *Athene* den altweltlichen Sperlingskäuzen relativ nahe. Möglicherweise besteht jedoch eine nähere Verwandtschaft der Gattung *Athene* zu einigen afrikanischen und asiatischen, „bänderköpfigen“ (ohne „Occipitalgesicht“) Glaucidien (zum Beispiel *Glaucidium capense*, *G. cuculoides*), welche sich von den „fleck- und streifenköpfigen“ (immer mit „Occipitalgesicht“) deutlich unterscheiden (SCHERZINGER 1978). Eine molekularbiologische Bestätigung dieser Vermutung steht jedoch noch aus.

Die Zwergohreulen der Gattung *Otus*, die in die Stammbaumrekonstruktionen mit eingeschlossen wurden, fallen als eigenständige Gruppe erwartungsgemäß außerhalb des Sperlingskauz-Komplexes (Abb. 34–35).

4. Vergleich der molekularen, bioakustischen, biologischen und biogeographischen Merkmale

Die durchgeführten Untersuchungen bestätigen den Artcharakter der meisten unter 3.1. aufgeführten Formen. Die Bioakustik ist somit tatsächlich eine wesentliche Entscheidungshilfe für den Taxonomen, sofern ihm Stimmenmaterial zur Verfügung steht. Molekularbiologische Untersuchungen sind wichtige Ergänzungen in der taxonomischen Forschung, vor allem auch im Hinblick auf die systematisch-phylogenetische Einordnung der einzelnen Formen. Sie bestätigen hier unter anderem eindeutig, daß Lautäußerungen wohl die wichtigsten Isolationsmechanismen zwischen den verschiedenen Eulenarten sind (MARSHALL 1967; MARSHALL et alii 1991). Dabei ist zu beachten, daß Unähnlichkeit von Stimmen vermutlich stets auf artliche Verschiedenheit hinweist, während ähnliche Gesänge nicht unbedingt Konspezifität oder zumindest nähere Verwandtschaft bedeuten müssen. Das gilt vor allem im Hinblick auf Arten, die wegen unterschiedlicher Verbreitung normalerweise nie Kontakt zueinander haben (Allospesies!). Als typische Beispiele wären hier zu nennen: *Glaucidium minutissimum* und *Glaucidium hardyi* sowie *Glaucidium brasilianum* und *G. nanum*.

Im erstenen Falle sind die Gesänge grundverschieden, und beide Arten sind tatsächlich nicht näher miteinander verwandt. Im anderen Falle (*brasilianum* und *nanum*) zeigen die Gesänge im Aufbau eine große Ähnlichkeit, wenn auch die übrigen Lautäußerungen unterschiedlich sind. Es handelt sich nach dem jetzigen Wissensstand klar um 2 selbständige Arten (um 4% Basenunterschiede!), die voneinander durch die baumlose Pampa sowie durch die diagonal durch das südliche Südamerika verlaufende Trockenzone getrennt sind (Allospesies). Somit können sie sich ähnliche Gesänge „leisten“, weil beide Spezies bislang kaum miteinander Kontakt hatten. Durch das Anpflanzen von Gehölzen in der Pampa, wodurch innerhalb der letzten 100 Jahre kleine Wäldchen entstanden, könnte es zu einem Überlappen der Verbreitung beider Arten kommen, wenn sich beispielsweise *G. nanum* nordwärts ausbreiten sollte.

Die große Ähnlichkeit im Aussehen und Gesang beim mexikanischen *Glaucidium sanchezi* und dem ostbrasilianischen *Glaucidium minutissimum* dürfte dann ebenfalls kein Zeichen von näherer Verwandtschaft, sondern mehr zufällig sein.

Die Gesänge von *Glaucidium jardinii* aus dem südlichen Ecuador unterscheiden sich deutlich von denen des *G. bolivianum* aus Nordperu. Dagegen variieren sie innerartlich zwischen Käuzen aus Venezuela und Ecuador (*jardinii*) sowie zwischen solchen aus Nordperu und Nordargentinien (*bolivianum*) nur ganz geringfügig. Im Hinblick auf die gesanglichen Äußerungen könnte man beide als verwandt betrachten (Paraspezies?), deren Verbreitungsgebiete aneinandergrenzen, so daß gebietsweise mit interspezifischen Kontakten zu rechnen wäre. Sollte jedoch die molekularbiologisch untersuchte Gewebeprobe eines Kauzes aus Mindo, Pichincha (Ecuador) (*Glaucidium spec.*) wirklich von *G. jardinii* stammen, so dürfte diese Art der *californicum/gnoma*-Gruppe (Basenunterschiede um 5–6%) näherstehen und somit sicher nicht mit *Glaucidium bolivianum* und *Glaucidium hardyi* in den gleichen Artenkreis gehören (Basenunterschiede 7,1 und 8,6%). Alle drei Arten sind Baumkronenbewohner, wobei zwei diesen Lebensraum in Berg- und Nebelwäldern der Anden, die dritte jenen im amazonischen Tiefland besetzt. Über den mysteriösen „Coupletsänger“ (*G. gnoma*?) aus Westkolumbien ist zum jetzigen Zeitpunkt nur zu sagen, daß er mit Sicherheit kein *G. jardinii* ist, jedoch offensichtlich ähnliche Lebensräume bewohnt, was auch im Hinblick auf *G. gnoma* und *G. parkeri* der Fall ist.

Problematisch bleibt die Taxonomie der „kleinen“ Form aus der Provinz Salta (*Glaucidium tucumanum*), die sich molekularbiologisch recht stark von den übrigen *brasilianum* unterscheidet (8,7% Basenunterschiede) und mehr Tendenzen zur *bolivianum/hardyi*-Gruppe zeigt. Hier muß an Hand von mehr Material überprüft werden, ob diese in Trockenwäldern und Dornbusch lebende Form tatsächlich eine klar definierbare Art darstellt. Stimmlich konnten bisher keine besonders auffälligen Unterschiede festgestellt werden. Die Folge der Einzellaute in einer Gesangsstrophe ist lediglich etwas langsamer als bei typischen *brasilianum* aus Misiones (Argentinien). Das „Tschirrupen“ klingt weicher und melodischer als bei jenen. Alle in dieser Region (Dornbusch in der Umgebung der nordargentinischen Stadt Salta sowie bei El Tala an der Provinzgrenze Salta/Tucumán) beobachteten Käuze gehörten der grauen Morphe an und waren auffallend klein. Auch das bei El Tala, Salta, gesammelte Exemplar, von dem die Proben stammen, sieht so aus. Sollte es hier tatsächlich eine bisher übersehene Art geben, so müßte sich diese vor allem in der Größe sowie hinsichtlich ihrer ökologischen Ansprüche von *brasilianum* unterscheiden. Dann wäre natürlich daran zu denken, daß die Käuze aus dem anschließenden, trockenen Chaco auch zu dieser Art gehören könnten. Sie werden bis jetzt als *Glaucidium brasilianum pallens* angesehen. Weitere Untersuchungen im Gelände, verbunden mit einem intensiven Studium der Lautäußerungen, sind hier – neben der Sammlung von mehr molekularbiologisch verwertbarem Material – besonders wichtig.

Die artliche Abspaltung der verschiedenen Spezies in der „*brasilianum*-Gruppe“ von einer gemeinsamen Urahnenart dürfte im allgemeinen noch relativ jung sein, worauf die DNA-Verhältnisse hinweisen. Molekular (maternelles Gen) sowie stimmlich gehören die auffallend großen, zentralargentinischen Käuze (Provinz Córdoba) als besondere Unterart zu *Glaucidium brasilianum* (KÖNIG & WINK 1995) und keinesfalls, wie vielfach vermutet, zu *G. nanum* (JIMENEZ & JAKSIC 1985). Auf alle Fälle muß die Problematik um die Taxonomie der „*brasilianum*-Gruppe“ weiter untersucht werden.

Nach den molekularbiologischen Befunden steht *G. peruanum* der Art *brasilianum* zwar sehr nahe (Paraspezies); die stimmlichen Äußerungen sprechen jedoch dafür, daß eine spezifische Abtrennung bereits länger erfolgt ist.

Die Aufspaltung von Urahnarten der genannten „Artenkreise“ erfolgte vermutlich im Pleistozän. In dieser Zeit kam es mehrfach zu tiefgreifenden Klimaänderungen, welche die Verbreitung der Wälder mehrfach veränderten. Beim klimatisch bedingten Rückgang der Wälder gab es für die auf größere Baumbestände angewiesenen Eulen weiträumige Verbreitungslücken. Dadurch wurden Populationen einer solchen Urahnart längere Zeit isoliert, so daß kein Genaustausch mehr möglich war: Neue Arten entstanden. Als sich die Wälder wieder ausbreiteten und die Populationen wieder aufeinandertrafen, waren sie spezifisch voneinander schon so weit entfernt, daß eine durchgehende Vermischung – wegen inzwischen entstandener, interspezifischer Schranken – nicht mehr möglich war. Innerhalb der als *Glaucidium brasilianum* angesehenen „Sammelart“ scheinen jedoch derzeit Prozesse abzulaufen, welche auf eine weitere Aufspaltung hinweisen, die aber noch nicht abgeschlossen ist, weil die notwendigen Isolationsmechanismen anscheinend noch nicht funktionsgerecht entwickelt sind, wie beispielsweise die großen Käuze (*Glaucidium brasilianum stranecki*) aus Córdoba (Zentralargentinien) vermuten lassen.

Nachtrag

Nach Drucklegung des Manuskripts erhielten wir von Dr. J. FJELDSA (Kopenhagen) Blutproben eines „echten“ *G. jardinii* aus dem Mongus-Gebirge (Ecuador). In den Stammbäumen fällt dieser Vogel eindeutig in den *G. bolivianum/hardy*-Komplex. Die Basenunterschiede zu *G. brasilianum* betragen rund 8%, zu *bolivianum* rund 7%. Der Vogel aus Mindo (W.-Ecuador) ist somit kein *jardinii*, sondern fällt in die *californicum/gnoma*-Gruppe, wo er als Taxon vermutlich noch unbeschrieben ist.

5. Danksagung

Wir danken der Deutschen Forschungsgemeinschaft sowie Aerolíneas Argentinas für die Unterstützung dieser Untersuchungen. Außerdem haben wir folgenden Institutionen zu danken, daß sie Material zur Verfügung gestellt haben: Museo Argentino de Ciencias Naturales „Bernardino Rivadavia“ in Buenos Aires, Argentinien; Museo de La Plata in La Plata, Argentinien; Instituto Miguel Lillo in Tucumán, Argentinien; Museo de Historia Natural de la Universidad de San Marcos in Lima, Peru; Museum of Zoology of Louisiana State University in Baton Rouge, U.S.A.; Florida State Museum of Natural History in Gainesville, U.S.A.; British Library of Wildlife Sounds (BLOWS) in London, England; British Museum (Natural History Museum) in Tring, England; Cornell Laboratory of Ornithology in Ithaca, U.S.A.; National Museum of Natural History in Washington, U.S.A.; Zoologisk Museum in Kopenhagen, Dänemark; Naturhistorisches Museum in Wien, Österreich; Museum Alexander Koenig in Bonn; Senckenberg-Museum in Frankfurt a.M.; Museum für Naturkunde in Berlin; Zoologische Staatssammlung in München und Staatliches Museum für Naturkunde in Stuttgart. Der Administración de Parques Nacionales in Argentinien, der Dirección Nacional de Fauna Silvestre in Buenos Aires und weiteren Naturschutzbehörden in Argentinien sowie dem Bundesamt für Naturschutz in Bonn danken wir für das Erteilen der erforderlichen Genehmigungen.

Ganz besonders gebührt unser Dank verschiedenen Einzelpersonen, die bei der Arbeit im Gelände mitgeholfen, oder Tonaufnahmen und Blutproben zur Verfügung gestellt haben. Hier sind vor allem zu nennen: Dr. ROBERT BEHRSTOCK (Houston, U.S.A.), RICHARD BUOB (Stuttgart), GUNNAR HOY (Salta, Argentinien), Dr. JON FJELDS (Kopenhagen, Dänemark), REINHARD FOERSTER (Iguazú, Argentinien), Dr. MANFREDO FRITZ (Salta, Argentinien), MAR-

CELO JANNES (Calafate, Argentinien), CARL-GÜNTHER KÖNIG (Ludwigsburg), Dr. NIELS KRABBE (Quito, Ecuador), ROLF KRAHE (Smithers, Kanada), JUAN & IRMGARD KUEHL (Salta, Argentinien), Dr. JOE T. MARSHALL (Washington), ROBERTO STRANECK (Buenos Aires, Argentinien), Professor Dr. JACQUES VIELLIARD (Campinas, Brasilien) und Professor Dr. D. WALLSCHLÄGER (Berlin). Frau ROTRAUD HARLING und Herrn HANS LUMPE (Stuttgart) danken wir für fotografische sowie Herrn MARKUS GRABERT (Stuttgart) für graphische Arbeiten. Ein ganz besonderer Dank gilt Frau INGRID KÖNIG (Ludwigsburg) für ihren nimmermüden Einsatz für Arbeiten im Gelände sowie bei der Auswertung des umfangreichen, bioakustischen Materials.

6. Literatur

- AMADON, D. & J. BULL (1988): Hawks and owls of the world. An annotated list of species. – Proc. western Fond. Vertrebr. Zool. 3(4): 269–273; Los Angeles.
- ARAYA, M. B. & G. MILLIE H. (1986): Guía de Campo de las Aves de Chile. – 386 pp.; Santiago de Chile.
- ARCTANDER, P. (1988): Comparative studies of avian DNA by restriction fragment length polymorphism analysis. – J. Ornith. 129: 205–216; Berlin.
- BOCK, W. & J. FARRAND (1980): The number of species and genera of recent birds: A contribution to comparative systematics. – Am. Mus. Novit. No. 2703: 1–29; New York.
- BONAPARTE, C. L. (1855): Les principales espèces nouvelles d'oiseaux en Ecosse et Angleterre. – C. r. Acad. Sci. Paris 41: 654; Paris. [Originalbeschreibung von *Phalaenopsis jardinii*.]
- CHAPMAN, F. M. (1922): New South American birds (*Glaucidium brasilianum tucumanum* a new subspecies). – Am. Mus. Novit. No. 31: 5–6; New York.
- COOPER, A., C. MOURER-CHAUVIRE, G. K. CHAMBERS, A. VON HAESELER, A. C. WILSON & S. PÄÄBO (1992): Independent origins of New Zealand moas and kiwis. – Proc. natl. Acad. Sci., USA, 89: 8741–8744; Washington.
- CRACRAFT, J. (1983): Species concepts and speciation analysis. – Curr. Ornithol. 34: 159–187; New York.
- DESJARDINS, P. & R. MORAIS (1990): Sequence and gene organisation of chicken mitochondrial genome. – J. molec. Biol. 212: 599–634; New York.
- ECK, S. & H. BUSSE (1981): Eulen. Die rezenten und fossilen Formen. Aves, Strigidae. – Neue Brehm Bücherei Nr. 469: 195 pp.; Wittenberg-Lutherstadt.
- ERLICH, H. A. (1989): PCR technology. – New York (Macmillan Press).
- EDWARDS, S. V., P. ARCTANDER & A. C. WILSON (1991): Mitochondrial resolution of a deep branch in the genealogical tree for perching birds. – Proc. R. Soc. Lond. (B) 243: 99–107; London.
- FJELDS, J. & N. KRABBE (1990): Birds of the High Andes. – 892 pp.; Copenhagen.
- HAFFER, J. (1974): Avian speciation in tropical South America. – Publs Nuttall orn. Club 14: 1–390; Cambridge, Mass.
- (1987): Über Superspezies bei Vögeln. – Annln naturhist. Mus. Wien (B) 88/89: 147–166 (1986); Wien.
 - (1988): Ornithologists and species concepts. – Proc. Int. 100. DO-G-Meeting, Current Topics Avian Biol.: 57–60; Bonn.
 - (1990): Geoscientific aspects of allopatric speciation. – In: PETERS, G. & R. HUTTERER (eds.): Vertebrates in the tropics. – 45–60 pp.; Bonn.
- HARDY, J. W., B. B. COFFEY & G. B. REYNARD (1989): Voices of New Worlds Owls. – Ara Records, Nr. 16; Gainesville, Fla. [Tonkassette.]
- HEKSTRA, G. P. (1982): „I don't give a hoot . . .“. A revision of the American Screech Owls (*Otus*, Strigidae). – Diss. Univ. Amsterdam, 131 pp.; Amsterdam.
- HELBIG, A. J., M. SALOMON, M. WINK & J. BRIED (1993): Absence of mitochondrial gene flow between European and Iberian „chiffchaffs“ (Aves: *Phylloscopus collybita collybita*, P. (c.) *brehmii*). The taxonomic consequences. Results drawn from PCR and DNA sequencing. – C. r. Acad. Sci. Paris (Sér. 3) 316: 205–210; Paris.
- HILLIS, D. M. & J. P. HUELSENBECK (1992): Signal, noise, and reliability in molecular phylogenetic analyses. – J. Hered. 83: 189–195; Cary.

- HILLIS, D. M. & C. MORITZ (1990): Molecular systematics. – 588 pp.; Sunderland, Mass. (Sinauer Press).
- HOELZEL, A. R. (1992): Molecular genetic analysis of populations. – 315 pp.; Oxford.
- HOWELL, S. N. G. & M. B. ROBBINS (1995): Species limits of the Least Pygmy Owl (*Glaucidium minutissimum*) complex. – Wilson Bull. 107 (1): 7–25; Lawrence, Kansas.
- HUECK, K. (1966): Die Wälder Südamerikas. Ökologie, Zusammensetzung und wirtschaftliche Bedeutung. – 422 p.; Stuttgart.
- INNIS, M., D. GELFAND, D. SNINSKY & T. WHITE (1990): PCR-protocols. – 482 pp.; New York (Acad. Press).
- IRWIN, D. M., T. D. KOCHER, A. C. WILSON (1991): Evolution of the cytochrome b gene in mammals. – J. mol. Evol. 32: 128–144; New York.
- JIMENEZ, J. E. & F. M. JAKSIC (1989): Biology of the Austral Pygmy Owl. – Wilson Bull. 101 (3): 377–389; Lawrence, Kansas.
- JOHNSON, A. W. & J. D. GOODALL (1967): The birds of Chile and adjacent regions of Argentina, Bolivia and Peru. – 2, 448 pp.; Buenos Aires.
- KELSO, L. (1937): A Costa Rican race of Jardine's Pygmy Owl. – Auk 54: 304; Washington.
- KIPP, F. (1959): Der Handflügel-Index als flugbiologisches Maß. – Vogelwarte 20: 77–86; Berlin.
- KOCHER, T. D., W. K. THOMAS, A. MEYER, S. V. EDWARDS, S. PÄÄBO, F. X. VILLABLANCA & A. C. WILSON (1989): Dynamics of mitochondrial DNA evolution in animals: Amplification and sequencing with conserved primers. – Proc. natl. Acad. Sci. 86: 6196–6200; Washington.
- KÖNIG, C. (1968): Lautäußerungen von Rauhußkauz (*Aegolius funereus*) und Sperlingskauz (*Glaucidium passerinum*). – Vogelwelt (Beih.) 1: 115–138; Berlin & München.
- (1969): Sechsjährige Untersuchungen an einer Population des Rauhußkauzes, *Aegolius funereus* (L.). – J. Ornith. 110 (2): 133–147; Berlin.
- (1987): Zur Kenntnis des Patagonien-Sperlingskauzes *Glaucidium nanum* (King 1827). – Cour. Forsch. Inst. Senckenberg 97: 127–139; Frankfurt a.M.
- (1991): Zur Taxonomie und Ökologie der Sperlingskäuse (*Glaucidium* spp.) des Andenraumes. – Ökol. Vögel 13 (1): 15–76; Ludwigsburg.
- (1994a): Biological patterns in owl taxonomy, with emphasis on biocoustical studies on Neotropical Pygmy (*Glaucidium*) and Screech Owls (*Otus*). – In: MEYBURG, B. & R. CHANCELLOR (eds.): „Raptor Conservation Today“. – WWGBP/The Pica Press: 1–19; East Sussex.
- (1994b): Lautäußerungen als interspezifische Isolationsmechanismen bei Eulen der Gattung *Otus* (Aves: Strigidae) aus dem südlichen Südamerika. – Stuttg. Beitr. Naturk. (Ser. A) Nr. 511: 1–35; Stuttgart.
- KÖNIG, C. & R. STRANECK (1989): Eine neue Eule (Aves: Strigidae) aus Nordargentinien. – Stuttg. Beitr. Naturk. (Ser. A) Nr. 428: 1–20; Stuttgart.
- KÖNIG, C. & M. WINK (1995): Eine neue Unterart des Brasil-Sperlingskauzes aus Zentralargentinien: *Glaucidium brasilianum stranecki* n. ssp. – J. Ornith. 136 (4): 461–465; Berlin.
- KORNEGAY, J. R., T. H. KOCHER, L. A. WILLIAMS & A. C. WILSON (1993): Pathways of lysozyme evolution inferred from the sequences of cytochrome b in birds. – J. mol. Evol. 37: 367–379; New York.
- KUMAR, S., K. TAMURA & M. NEI (1993): MEGA – Molecular Evolutionary Genetics Analysis. Version 1.0. – Pennsylvania State University, 130 pp.
- MARSHALL, J. T. (1967): Parallel variation in North and Middle American Screech Owls. – Monogr. western Found. Vertebr. Zool. 1: 1–72; Los Angeles.
- MARSHALL, J. T., R. BEHRSTOCK & C. KÖNIG (1991): [Kommentar zu den Kassetten] Voices of the New Worlds Nightjars and their allies (Caprimulgiformes); voices of New World Owls (Strigiformes). – Wilson Bull. 103 (2): 311–314; Lawrence, Kansas.
- MAYR, E. (1940): Speciation phenomena in birds. – Am. Nat. 74: 249–278; Lancaster, Pa.
- (1975): Grundlagen der zoologischen Systematik. – 370 pp.; Hamburg (Parey).
- McKITTRICK, M. C. & R. M. ZINK (1988): Species concepts in Ornithology. – Condor, 90: 1–14; Lawrence, Kansas.

- NAROSKY, T. & D. YZURIETA (1987): Guía para la identificación de las Aves de Argentina y Uruguay. – 345 pp.; Buenos Aires.
- OLROG, C. C. (1979): Nueva lista de la avifauna argentina. – *Op. lilloana* 27: 1–324; Tucumán.
- PHELPS, W. H. & H. W. PHELPS, JR. (1958): Lista de las Aves de Venezuela con su distribución. No passeriformes. – *Boln Soc. venez. Cienc. nat.* 19 (90) 427 pp.; Caracas.
- RICHMAN, A. D. & T. PRICE (1992): Evolution of ecological differences in the Old World leaf warblers. – *Nature*, 355: 817–821; London.
- RIDGWAY, R. (1873): (Genus *Glaucidium*). – *Proc. Boston Soc. nat. Hist.*, 16: 91–106; Boston.
- RIDLEY, M. (1993): *Evolution*. – 670 pp.; Blackwell, Cambridge & Oxford.
- ROBBINS, M. B. & S. N. G. HOWELL (1995): A new species of Pygmy Owl (Strigidae: *Glaucidium*) from the eastern Andes. – *Wilson Bull.* 107 (1): 1–6; Lawrence, Kansas.
- SAMBROOK, J., E. F. FRITSCH & T. MANIATIS (1989): *Molecular cloning. A laboratory manual*. – 2nd ed., 2000 pp., CSHL; New York (Cold Spring Harbour).
- SCHERZINGER, W. (1978): Vergleich der Stimmeninventare von fünf Arten der Gattung *Glaucidium*. – *J. Ornith.* 119 (4): 475; Berlin.
- (1990): Vergleichende Betrachtung der Lautrepertoire innerhalb der Gattung *Athene* (Strigiformes). – *Proc. Int. 100. DO-G-Meeting, Current Topics Avian Biol.* (1988): 89–96; Bonn.
- SEIBOLD, I. (1994): Untersuchungen zur molekularen Phylogenie der Greifvögel anhand von DNA-Sequenzen des mitochondrialen Cytochrom b-Gens. – *Diss. Heidelberg*, 228 pp.; Konstanz.
- SEIBOLD, I., A. J. HELBIG & M. WINK (1993): Molecular systematics of falcons (family Falconidae). – *Naturwissenschaften* 80: 87–90; Heidelberg.
- SHARPE, R. B. (1875a): Contribution to a history of Accipitres. The Genus *Glaucidium*. – *Ibis* 17: 35–59; London.
- (1875b): Catalogue of the Striges, or Nocturnal Birds of prey, in the collection of the British Museum (Natural History). – 326 pp.; London.
- SHIELDS, G. F., & A. C. WILSON (1987): Calibration of mitochondrial DNA evolution in geese. – *J. mol. Evol.* 24: 212–217; New York.
- SIBLEY, C. G. & J. E. AHLQUIST (1990): *Phylogeny and classification of birds. A study in molecular evolution*. – 976 pp.; New Haven, Conn. (Yale Univ. Press).
- SICK, H. (1985): *Ornitologia Brasileira. Uma introdução*. – 1, 813 pp.; Brasília.
- STEWART, C.-B. (1993): The powers and pitfalls of parsimony. – *Nature* 361: 603–607; London.
- SWOFFORD, D. L. (1993): PAUP: Phylogenetic analysis using parsimony. – Version 3.1.1.; Illinois.
- VIELLIARD, J. (1989): Uma nova espécie de *Glaucidium* (Aves, Strigidae) da Amazônia. – *Revta bras. Zool.*, 6 (4): 685–693; Brasília.
- WILSON, A. C., H. OCHMAN, & E. M. PRAGER (1987): Molecular time scale for evolution. – *Trends Genetics* 3: 241–247; Oxford.
- WINK, M., P. HEIDRICH, U. KAHL, H. H. WITT & D. RISTOW (1993): Inter- and intraspecific variation of the nucleotide sequence for cytochrome b in Cory's Shearwater (*Calonectris diomedea*), Manx Shearwater (*Puffinus puffinus*) and Fulmar (*Fulmarus glacialis*). – *Z. Naturf. (J. Bioscience)* 48c: 504–508; Tübingen.
- WINK, M., P. HEIDRICH & D. RISTOW (1993): Genetic evidence for speciation of the Manx Shearwater (*Puffinus puffinus*) and the Mediterranean Shearwater (*P. yelkouan*). – *Vogelwelt* 114: 226–232; Berlin & München.
- WINK, M., U. KAHL & P. HEIDRICH (1994): Lassen sich Silber-, Weißkopf- und Heringsmöwe (*Larus argentatus*, *L. cachinnans* und *L. fuscus*) molekulargenetisch unterscheiden? – *J. Ornith.* 135: 73–80; Berlin.
- WINK, M., & H. WEHRLE (Hrsg.) (1994): *PCR im medizinischen und biologischen Labor*. – 295 pp.; Darmstadt (GIT-Verlag).
- WOLTERS, H. E. (1975–1982): *Die Vogelarten der Erde*. – 745 pp.; Hamburg & Berlin.

Anschriften (und bearbeitete Themen) der Verfasser:

Dipl.-Biol. PETRA HEIDRICH und Prof. Dr. MICHAEL WINK (Molekularbiologie, DNA-Sequenzierung, molekulare Phylogenie und Systematik), Institut für Pharmazeutische Biologie der Universität, Im Neuenheimer Feld 364, D-69120 Heidelberg;

Dr. CLAUD KÖNIG (Bioakustik, Taxonomie, Ökologie, Zoogeographie), Staatliches Museum für Naturkunde (Museum Schloss Rosenstein), Rosenstein 1, D-70191 Stuttgart.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Stuttgarter Beiträge Naturkunde Serie A \[Biologie\]](#)

Jahr/Year: 1995

Band/Volume: [534_A](#)

Autor(en)/Author(s): König Claus, Heidrich Petra, Wink Michael

Artikel/Article: [Bioakustik, Taxonomie und molekulare Systematik amerikanischer Sperlingskäuze \(Strigidae: Glaucidium spp.\) 1-74](#)